HEREDITAS

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND VIII 1926–27

LUND 1927, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

INNEHÅLL.

UTGIVNINGSDAGAR 1926—27:

1:a—2:a häft. pag. 1—254, den 20 augusti 1926,
3:e » » 255—366, » 8 januari 1927.

GENETICAL AND CYTOLOGICAL INVESTIGATIONS ON VIOLA TRICOLOR L. AND V. ARVENSIS MURR.

BY *J. CLAUSEN*
GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

I. INTRODUCTION.

THE European species of the genus *Viola* are divided into three sections, mainly according to the form of the stigma: *Nominium* with the stigma developed into a papilla at the top of the style, *Dischidium* with the stigma expanded disc-like, and *Melanium* with a large, concave, capitate stigma (GINGINS 1823). Some of the best-known representatives of the *Nominium* section are *Viola silvestris* RCHB., *V. canina* RCHB., *V. odorata* L., *V. palustris* L., and, in North America, *V. cucullata* AIT. The sole representative of the *Dischidium* section is *V. biflora L.* The most widely distributed species of the *Melanium* section are *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR., their geographical distribution coinciding with that of the section itself. The other species belonging to this section are for the most part alpine, in contrast to *tricolor* and *arvensis*, which belong to the lowlands. The best-known of the remaining species are *V. lutea* HUDS., *V. calcarata* L., and *V. cornuta* L. In North America, there is *V. Rafinesquii* GREENE, which is closely related to *arvensis*.

Numerous species hybrids have for a long time past been known in the *Nominium* section; it is only during recent years however, that such have been recognised to any great extent in the *Melanium* section. CREPIN (1863, Fasc. 3, p. 17) mentions a hybrid between *V. lutea* and *V. tricolor*, and FOCKE (1881, p. 48) mentions among hybrids belonging to this group only *V. calcarata* L. × *tricolor* L.

WITTROCK (1897, p. 107—115) seems to have been the first to recognise the hybrids between *V. arvensis* and *V. tricolor*, though they are by no means altogether rare. He also describes, quite correctly, the hybrid between *V. elegantula* SCHOTT (= *latisepala* WETTST.) and *V. cornuta* L. Finally, he has given a historical survey of the pansies

and their origin, showing that they were produced, inter alia, by crossings between *V. tricolor L.* and *V. lutea* HUDS., carried out more especially in England about the 30's and 40's of the nineteenth century (WITTROCK II 1896). Later, in the 60's, the pansies thus produced were further crossed with *V. cornuta*, and thus arose the perennial pansies.

W. BECKER, in his Violæ Europeæ, (1910), mentions twelve different specific hybrids in the *Melanium* section, but these do not include the hybrid *tricolor* × *arvensis*.

Crossings of the *Viola* species with a view to scientific investigation of the genetic conditions were first made by KRISTOFFERSON, between *tricolor* and *arvensis* (KRISTOFFERSON 1914, 1916 and — the principal work — 1923). KRISTOFFERSON, however, did not make any cytological investigation of the hybrids or of their parent species; and with regard to the correctness of his segregation results, he does not appear to have been at all disturbed by my statement in 1921, to the effect that the two species have different chromosome numbers. KRISTOFFERSON's research is unfortunately based on too few crossings, and too small numbers (the greatest number of individuals in an F_2-segregation is 172, p. 263) while F_3 again, has not been investigated. And further, his work lacks the support so eminently afforded by cytological investigation.

On the whole, I was able to confirm the genetic conditions found by KRISTOFFERSON for the *dark spot* in the front of the style, the *size of the flowers*, and size of the *labellum*; I cannot, however, say the same as regards the genetics of the *colour of the flowers*. I will not here go into details, especially as KRISTOFFERSON's segregation results (1923, p. 263) are found not to agree with his theory. I will merely point out that he does not seem to have observed that plants with *bright yellow* lower petal (his »dark yellow») always have yellowish white (his »light yellow») or pale mauve upper petals, and never have the pronounced violet colour at the same time. The bright yellow type is disregarded altogether in the table. And when KRISTOFFERSON considers it possible to distinguish, among the heterozygotes, between rather more reddish and rather more bluish, this shows what erroneous conclusions can be drawn by an investigator not very familiar with his material beforehand, if he neglects to test the segregations in F_3. Had this been done, KRISTOFFERSON would at once have learned how difficult it is to distinguish the heterozygotes even from the yellowish white (»light yellow»).

Finally, I have shown (CLAUSEN 1922) how *V. tricolor* and *V. arvensis* are crossed with each other to a great extent in the boundary region of their distribution, and demonstrated the hybrid character of spontaneously occurring types partly by analysis and partly by cytological investigation. When it was found that the two species had different chromosome numbers, and, if crossed one with the other, produced fertile offspring (CLAUSEN 1921), it was natural then to subject the various hybrid generations to a comparative cytological-genetic investigation. For we should here expect to find some cytological disturbances, and possibly, parallel with these, disturbances in the segregation conditions. JOHANNSEN writes already in 1913, in his Elemente der exakten Erblichkeitslehre (1913, p. 622), with regard to this very feature as follows: »Wo aber zytologische Komplikationen eintreten, wo also die zusammengebrachten Gameten wesentlich anders kooperieren als bei normalen Befruchtungen, liegen Möglichkeiten sehr verschiedener Abweichungen von »Mendelismus» vor — die ihr grosses selbständiges Interesse haben; und es scheint mir, dass gerade hier die Zytologie die führende Richtung der Forschung sein kann und muss.»

To make the position quite clear, it would also be necessary to make crossings between individuals of the same species, both in the case of *tricolor* and *arvensis* — KRISTOFFERSON seems to have neglected this particular point, of crossing varieties, altogether. In the course of the investigation, however, it was found that many genetic features were so complicated that it was necessary first of all to study the crossings with like chromosome numbers before any clear view could be obtained in cases attended by cytological complications. I shall therefore, in the following, take first of all crossings made with different varieties of *tricolor*, then crossings between *arvensis* varieties (where we already meet with cytological complications) and finally, crossings between different varieties of *tricolor* and *arvensis*. This is not exactly the true chronological order, but the genetic conditions are so complex in themselves that it may be justifiable to employ this gradual method of approach.

II. MATERIAL AND METHODS EMPLOYED.

The material from which the crossings were made was all procured in Denmark, mainly from the writer's own collections. I am, however, indebted to Lektor, Dr. HENNING E. PETERSEN for obtaining

two of the most important types, for which I beg to express my best thanks. Below will be found a survey of the types used for the crossings mentioned in the following. Abbreviations used in the subsequent pages are here noted in parentheses.

V. TRICOLOR, VIOLACEA (TRIC, VIOL.).

(*Plate II, Fig. 5.*)

is the ordinary typical *tricolor*. When the flower first opens, only the two upper petals are violet. I have used 3 lines of this, as follows:

Line 3: with *dark spot* on the front of the style (Fig. 134, p. 130) procured from a plantation of spruce fir, Sophienholm hills, Sealand, $^{7}/_{4}$ 1919 (CLAUSEN 1921, p. 210—211, locality H.)

Type 17: *without spot* on style. From the same locality.

Line 504: very typical *tricolor*, with *dark spot* on the front of the style, upright growth. From a grass field at Emmerlev, South Jutland, $^{23}/_{5}$ 1921 (CLAUSEN 1922, Fig. 1 b, p. 365).

V. TRICOLOR, ALBA (TRIC, ALB.).

(*Plate I, Fig. 2.*)

Line 320: *pure white flowers*, only the yellow honey spot on the lower petal having retained its colour. The honey streaks are also discernible, but very faint. The spur occasionally shows a tinge of pale violet. It has the *dark spot* on the front of the style, but this too is very faint, more a pale green than anything else. It has a *pure green stem* with no trace of anthocyanin. Found in a fir plantation at Bromme, Sealand, $^{17}/_{6}$ 1919, where two white-flowered specimens were discovered growing among violet and bright yellow forms. Growth: ascending — upright.

V. TRICOLOR, MARITIMA, ROSEA (MARIT, ROSEA).

(*Plate I, Fig. 3.*)

Line 322. This rose type occurred in the offspring of a plant raised from seed collected in the sand dunes near the Skaw, Jutland $^{4}/_{8}$ 1919 (CLAUSEN 1921, Population K, p. 210). It was at once constant, being a recessive type in relation to the violet. The line is one of the most pronounced *maritima* types in existence; it has *small, fleshy, bluish-green leaves* (Fig. 6 a, p. 18), and is typically transversal-geotropic, not even the tips of the shoots turning upward (Fig. 7, p. 19). Even in faint light it is transversal-geotropic. The stems are very strongly *coloured with anthocyanin*. As the autumn advances, the

plants throw out a great number of *side shoots* just at the surface of the ground, often as many as 50 shoots, in all lateral directions. In ordinary field soil, however, it finds great difficulty in living through the winter; it thrives, indeed, very poorly altogether in ordinary soil, requiring a strong admixture of sand for its optimal growth. Inbreeding degeneration also evidently plays a great part, and for this type especially. The petals are very narrow, the upper ones with a marked upward direction, and parallel, the lower ones *acuminate*. It has the *style spot*. Altogether a quite peculiar type; described in 1922, p. 401—402.

V. TRICOLOR, LUTEA (TRIC, LUT.).

(*Plate I, Fig. 4.*)

The lower (spur-bearing) petal in this type is entirely *yellow* (bright yellow), the side petals being pale yellow and the upper petals pale mauve in early summer, later in the season yellowish white, as in *arvensis*. This type of colour is later on referred to as »yellow». Two lines of this were used, as follows:

Line 198: which had the *style spot*, and *Line 511*, without it, but with prostrate stems, though not to the same degree as the foregoing. Both lines are from a grass field in the Sophienholm hills 1919 (CLAUSEN 1921, p. 210—211, Population G.)

V. TRICOLOR, HORTENSIS (TRIC, HORT.).

(*Plate I, Fig. 1.*)

The type used, *Line 519*, is the same as the old garden type from about the year 1800 and earlier, before the real improvement of the pansies by crossing with *V. lutea* HUDS. was commenced. It was procured from an old garden at Frederiksdal, near Copenhagen, once the property of ABILDGAARD, the painter. This garden contains a large number of types of *tricolor, hortensis* in varied splendour of colour. They maintain themselves by self-sowing, and are very fertile. It was Dr. H. E. PETERSEN who procured for me this interesting type. As will be seen from the figure, it is of a *deep purple violet* colour, the upper petals together with a border on the lower one and on the lateral petals being of a deep velvety violet (*velutina*). It agrees excellently in this respect with old pictures of the cultivated *V. tricolor*, as may be seen for instance from the reproductions of two old types from 1742, in WITTROCK II 1896, Figs. 9 and 10. The other types found growing in this garden also agree with old coloured illustrations of the cultivated *V. tricolor*.

Line 519 is a very upright, luxurious, very richly flowering and very fertile type. It *lacks the style spot*. At midsummer the colour of the flower may be somewhat modified, the velvety hue of the side petals, and sometimes also on the lower petal, disappearing. The chromosome number of this type is $n = 13$, as in all the other *tricolor* types employed, differing also in this respect from the newer pansies, which have n = abt. 24—26.

V. ARVENSIS (ARV.).

(*Plate II, Fig. 6.*)

The petals are *yellowish white* (*albida*), not bright yellow as in *tricolor*, *lutea*, nor pure white as in *tricolor*, *alba*.

Line 52: *lacks the style spot*. A small-flowered, tiny, prostrate type (not transversal-geotropic, the tips of the stems ascending). From very chalky soil in Allindelille Fredskov, Sealand. Leg. Dr. H. E. PETERSEN $^{21}/_{6}$ 1918.

Type C. (*Line 637*), *with style spot*. From a grass field at Tysinge Moor, Sealand, $^{8}/_{6}$ 1918 (J. CLAUSEN 1921, p. 210, Population C.). This originated from a very mixed population, but proved nevertheless extremely constant from the first. Genetic analysis showed, however, that at any rate during the first year it was heterozygotic with regard to one gene, the segregation of which, however, could produce no visible effect until another gene was introduced. It is a very strong type, thick-stemmed, upright, with rather large flowers (the petals, however, shorter than the sepals). It has broad petals. The middle lobe of the stipules is long-stalked, ending in a limb about the same size as the leaf itself (CLAUSEN 1922, Fig. 1 d).

Line 1 had *style spot*. Growing on a stone wall, Sophienholm hills, $^{7}/_{4}$ 1919. No longer cultivated.

All the lines of *tricolor* here referred to had *13 chromosomes*, and all the *arvensis* lines employed had *17 chromosomes* (haploid). In all these, with the exception of *tricolor*, *violacea*, *type 17*, the reduction divisions proceeded quite regularly without disturbance of any kind.

V. arvensis is spontaneously self-pollinating. The flowers are pollinated in the bud state, one or two days before they open. *V. tricolor*. on the other hand, cannot self-pollinate spontaneously, owing to the structure of the flowers, but it is not self-sterile. In actual practice, I effected the pollination by introducing a preparation needle into the

pollen magazine of the lower petal and then brushing off the pollen on to the stigma by rubbing the needle against the small labellum immediately below this. For the rest, as regards morphology and biology of the two species, reference may be made to WITTROCK 1897, CLAUSEN 1922 and KRISTOFFERSON 1923. *V. arvensis, Type C* can be cross-pollinated once the flowers have opened, but such pollination must take place immediately after the opening, otherwise, in a short time, the plant's own pollen will have developed so far ahead of the alien form that not a single bastard plant will be produced. There is doubtless also some difference between the various types in this respect. *Line 52*, for instance, is so typically self-pollinating that it would doubtless be impossible to cross it unless it were previously castrated at a very early stage.

The plants intended for self-pollination or crossing were taken up from the soil of their experimental bed, and placed in flower pots. All open flowers and capsules were removed, and the plants then placed in an insect-proof greenhouse. With the observance of these precautions, I have never discovered a single instance of alien pollination in my lines, though I have had under culture many in which any such would at once have been discernible. Early isolation with parchment bags renders the seeding less abundant.

The *Viola* capsules, as we know, on attaining maturity, eject the seeds with great force to all sides. If the capsules be gathered *before* they have burst, only a very low germination percentage is obtained, as seeds which are not quite filled cannot germinate. The seeds are altogether highly sensitive. If the plant, or one particular branch, be in a poor state of nourishment, whether owing to attacks of *Aphis* or to slight crushing or bending in the parchment bag, or other causes, there will always be a number of light (empty) seeds incapable of germination. In order to get them to ripen as completely as possible, I fix the parchment bags over the capsules before they burst, so that the seeds are ejected in the bag (Fig. 1). The faulty germination noted by KRISTOFFERSON (1923) is probably due to the very fact of their being gathered a little too early.

My crossings were effected in the following manner. Bending back the petals of the buds, I removed the anthers with a preparation needle. Then, after the lapse of 2—5 days, pollination could be effected by taking pollen with a preparation needle from the pollen magazine of the prospective father plant, and carrying it over to the stigma of the castrated flower. The preparation needles are easily cleaned. In

the case of *arvensis*, castration should be carried out at a very early stage.

All the plants of the species crosses taken for self-pollination were also fixed. In nearly all cases, the fixation fluid used was CARNOY'S alcohol-chloroform-glacial acetic acid. I have also fixed a number of types from the experimental beds. These give a better chance, being in a better condition of nourishment. In the course of the winter I investigated the fixed material, and then decided as to the seed material for next year's sowing. For staining purposes, I used either

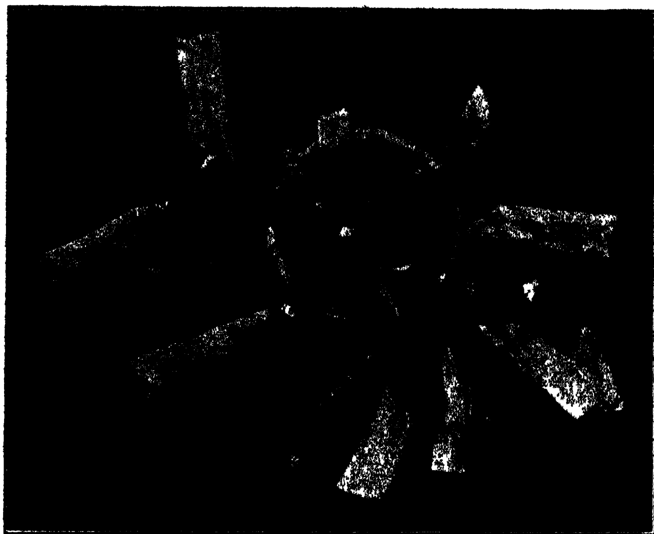


Fig. 1. Plant with parchment bags for collection of seed.

DELAFIELD'S hæmatoxylin or HEIDENHAIN'S iron alum hæmatoxylin. The F_1-generation of *arvensis* × *tricolor* must be stained with HEIDENHAIN'S hæmatoxylin, as DELAFIELD'S method gives poor results here. Many plants of the later generations also, especially those with pronounced cytological disturbances, had to be stained with HEIDENHAIN. During the past year I have with advantage used an iodine gentian violet stain, which appears to be a variation of GRAM'S bacteria staining method. With this excellent method of staining it was possible to reveal the chromosome conditions in certain plants where the cytological complications were carried to such a degree that neither DELAFIELD nor HEIDENHAIN would serve. With the *Nominium* section also it gave admirable results, considerably better than HEIDENHAIN'S.

With the F_1-plants of *tricolor* × *arvensis* on the other hand, it was of no use, nor could it be employed for F_1 × *tricolor*. This was perhaps here due to the fixation fluid, as several fixations of back-crosses fixed with ZENCHER'S fluid were excellently stained by the iodine-gentian violet. For pollen mother cells poor in plasm, a less contracting fixation fluid than CARNOY'S would perhaps be advisable.

As the iodine gentian violet method seems to have been propagated for some time past by word of mouth, I will here briefly describe the modification of the method which I employed with *Viola*:

1) The preparations are placed for half to three quarters of an hour in a solution of 1 g. iodine and 1 g. iodide of potassium in 80 % alcohol.

2) After rinsing for half a minute in water, the preparations are placed in a 1 % water solution of gentian violet for 15 to 20 minutes.

3) Such of the gentian violet as has not been taken up is then rinsed off in water, and the preparations are then differentiated in the iodine—iodide of potassium mordant for 20 to 30 seconds (moving them in the liquid).

4) The preparations are then carried *very* rapidly through the alcohols, which differentiate strongly, to clove oil, where the differentiation proper takes place. As clove oil acts too rapidly on *Viola*, I used here a mixture of $^1/_3$ clove oil and $^2/_3$ xylol. In this mixture, the differentiation takes from $^1/_2$ to 1 minute, sometimes less. The preparations are then mounted at once with Canada balsam. For counter-staining, one may use gold orange dissolved in xylol or in anilin oil, which do not differentiate. When the staining is successful, the chromosomes are a rich violet, and the plasm colourless or very faintly coloured.

One of the principal objects in view in these crossings was to arrive at a factor or gene analysis, and for this purpose, I considered it more important to have large numbers of individuals segregated and to make a long series of crossings in order to check the correctness of the results, than to subject the numerical material to finer technical treatment. In cases where the numerical results observed fall *within* the limit of standard error, this only means that there is a *possibility* that the solution in question is correct, not that it is the correct *one*. When dealing with polymeric genes in particular, the recessive type often occurs in such small numbers that there is, numerically speaking,

a possibility of more than one solution, even though one particular solution must appear, also numerically, to be the *most* likely. Crossings with other types, on the other hand, give a *new point of vantage*, and are therefore a more certain check upon the correctness of the solution than calculation of standard error alone.

If the figures observed fall *outside* the limit of standard error, then the calculation of standard error cannot determine whether it is the explanation advanced as to the contributing genes which is erroneous, or whether it may be other influences responsible for the dislocation of the numerical proportion. Among such influences may be mentioned *phenotypical* modification produced by environment, difference in degree of *vitality* in the types, and *cytological disturbances*. These are capable of throwing out the numerical values observed far beyond the limits allowed by the standard error in the case concerned, and the dislocation thus caused may often be so great as to be apparent even without calculation of standard error.

Far more important, therefore, than calculation of the standard error, in cases of discrepancy, is the tracing of disturbing causes in conjunction with rational intercrossing of the material. An exact investigation requires not only treatment of figure material, but first and foremost, the approaching of the problem itself from more than one aspect, so as to give as many points of support as possible.

For these reasons, then, I have in the tables only noted the standard error in cases where there may be some doubt as to whether the values observed fall within the limit of error for the calculated values or not. In cases where chromosome elimination occurs as a disturbing element I have likewise not noted the standard error, as the elimination does not appear to take place with mathematical accuracy. The standard error is noted for the calculated *absolute* figures according to the formula given in JOHANNSEN's Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1913, p. 514, as this method of indication seems to me to give the clearest view in the present case. The *probable error*, referring to the Quartil and used by some authors, is somewhat less, being 0,6745 times the *standard error*.

III. CROSSINGS BETWEEN DIFFERENT TRIÇOLOR LINES.

For some years past I have made crossings between different *tricolor* lines, kept under cultivation, especially with a view to ascertaining what genes are responsible for the genetics of the flower-

colour and the coloured spot on the front of the style. The following diagram gives a survey of the crosses made.

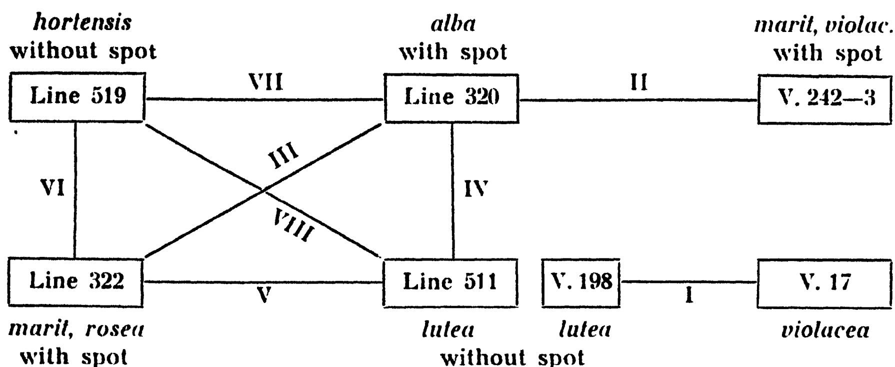


Fig. 2. Diagram showing *tricolor* crosses.

Four of these types have been crossed together in all possible directions, one and the same individual being crossed with three others. It is the method of *Diallel Crossing* (SCHMIDT 1919) which has here been employed in hermaphrodite self-fertilising organisms and with regard to *qualitative* differences. In this form it has been introduced by Professor WINGE in our genetic experiments at the Veterinary and Agricultural College and has been used at great deal there.

These crosses showed that the flower colour of the different *tricolor* types is due to the effects of a whole series of epistatic factors (*genes*). The type containing the greatest number of dominant genes is the wild-growing *V. tricolor, lutea* (Line 511) and the lowest in the list is the 18th century pansy *V. tricolor, hortensis* (Line 519), not to be confused with the so-called *V. tricolor, maxima* of the present day. All the *Viola* types I have investigated up to now have had a disposition to deep velvety purple or velvety violet on the upper petal, and to a velvety purple border on the lower and lateral petals, as shown in Fig. 3 c. The violet and red in the petals of *Viola* are due to coloured cell sap. The epidermis cells on the foreside of the petals are drawn out into shorter and longer papillæ, and the colour is only to be found there and in the epidermis cells on the back side of the petals. Between the two layers of epidermis cells there is a colourless tissue of parenchymatic character (see Fig. 4). The difference between the parts which exhibit a velvety surface and those which are not velvety is due solely to the *colour* of the papillæ, not to their size, shape or density. The velvety colouring is *far more intense* than the other colours, and more of a purple. Under

the microscope, it appears as a strong fuchsin red, whereas the violet colours are far more bluish, and especially, paler. In the wild-growing types, the velvety colours are not generally found. But in crosses where such disturbance of the chromosomes takes place as to occasion a loss of chromosomes, we may get occasional velvety coloured aberrants, showing that the disposition to »velvet» is still present.

It has now been found that the alteration of the highly velvety purple *V. tricolor, hortensis* (Line 519) to an ordinary violet *V. tricolor, violacea* (Line 504) is due to three epistatic modifying genes, of which the lowest in the series removes the velvety colouring entirely from the side petals and partially also from the lower petal, leaving here only a velvety triangular patch (Fig. 3 b). Number two further removes this triangular patch, leaving only the upper petals velvety (Fig. 3 a) and finally, the third modifying gene also does away with the velvety colouring in the two upper petals, producing the ordinary violet coloured *V. tricolor*. The three velvety types are referred to in the following as *velutina 3*, *velutina 2* and *velutina 1* respectively, according to the number of modifying genes lacking.

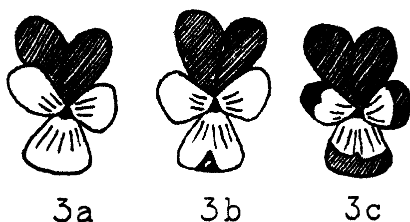


Fig. 3 a: *velutina 1*, .. $M_2m_3m_3$;
b: *velutina 2*, $M_1m_2m_2m_3m_3$;
c: *velutina 3*, $m_1m_1m_2m_2m_3m_3$.

All these have also a »reaction gene». Where this is lacking, the colour changes from violet to *reddish mauve*, so that *V. tricolor, rosea* is produced (Line 322). Should this also lack the modifying genes, however, it also becomes *velutina*, but the tint is here an intense red.

Highest in the series of *tricolor* colours is the *bright yellow* (»*yellow*»), which is found more especially in the lower petal, where the violet colour is not so pronounced. It is epistatic to the non-velvety violet, but cannot cover the velvety colours, only checking their development a little, if at all. This colouring is due to yellow chromatophores.

In *arvensis*, there is also a bleaching gene, which changes the bright yellow to a *yellowish white*. Only the yellow honey guide on the lower petal is independent of all these genes.

Taking the letters indicative of the genes, the whole may then be summed up as follows:

M_1 is a gene which suppresses the velvety colouring on the lateral petals, and limits that on the lower petal to a small triangle (Fig. 3 b).

M_2 is another modifying gene for velvety colouring. It is epistatic

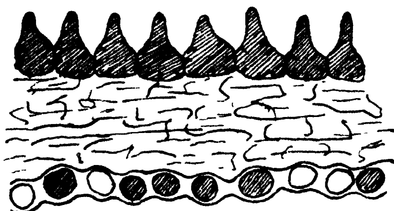
to M_1, and further removes the velvety colouring from the triangle on the lower petal (Fig. 3 a). $M_1M_1m_2m_2$ and .. M_2M_2 cannot be distinguished one from another with certainty, as the velvety colouring, apart from this hereditary modification, is also subject to seasonal and other modifications which tend to efface the difference between the types.

M_3 is a third modifying gene, epistatic to both M_1 and M_2. It removes the velvety colouring also from the upper petals, thus producing the ordinary *V. tricolor*.

All these modifying genes are dominant, but their dominance is not altogether complete; ... M_3m_3 for instance, may at certain seasons of the year be fairly velvety, while at other times they exhibit no trace of velvet.

R_1 and R_2 (= reaction) are two polymeric genes, each of which changes the red colouring (*rr*, Pl. I, Fig. 3) to violet (*RR*, Pl. I, Fig. 35).

L (= *lutea*) is a gene which turns the lower petal yellow, and sometimes the side petals as well. It is epistatic to violet and rose, suppressing these entirely on the lower petal, and partially also on the upper ones, these last being pale mauve in early summer, but at midsummer quite yellowish-white (Pl. I, Fig. 4), but with a touch of mauve when on the point of fading. This gene is not fully dominant, $M_1M_1M_2M_2M_3M_3Ll$ being intermediate, changing from yellowish white to pale violet (Pl. II, Figs. 1 and 2). In regard to the velvety colouring it is not epistatic in its effect, but $m_1m_1m_2m_2m_3m_3Ll$ is not velvet-*bordered*, the velvety colouring on the lower petal being restricted to a triangular patch, and on the side petals to two spots (Pl. I, Fig. 29).



4

Fig. 4. Section of petal: the large papillæ are found on the front of the leaf; the anthocyanin cells are shaded (× 200).

W is a gene having a bleaching effect both upon the violet (red) and upon the bright yellow, turning $M_1M_2M_3ll$ yellowish white with a violet border (Pl. II, Figs. 18 and 28) and changing $M_1M_2M_3L$ to yellowish white (Pl. II, Fig. 14). This gene I have only found in *arvensis*. In a state of nature, however, I have found *tricolor* types which must undoubtedly possess this gene, though they are very rare. Like *L*, the gene *W* is not altogether epistatic in effect to the velvety colouring. The effect of the reaction gene (*R*) cannot be observed either in bright yellow or yellowish white.

Finally, A_1, A_2 and A_3 are three polymeric basal genes for the violet and red: $a_1a_1a_2a_2a_3a_3ll$ is pure white (*alba*) as Line 320 (Pl. I, Fig. 2). The petals here are white as chalk, or bluish white, the honey streaks very faint and the stem without any trace of anthocyanin. All the *alba* plants have the slight bend, or fold, in the lower petal, as shown in the figures. $A_1a_1a_2a_2a_3a_3$ is fully coloured at once, so the dominance is complete. $a_1a_1a_2a_2a_3a_3LL$ (Pl. I, Fig. 17) is rather like the corresponding type with A, the lower petal being a bright yellow throughout, the upper petals, however, *alba* without the tinge of mauve or yellowish white, and the stem is a pure green.

S is a gene which in the presence of a complementary gene K produces a dark, downward tapering spot on the front of the style (Fig. 134, p. 130). In order to explain the segregation results it must be further assumed that there exists another gene, S_1, allelomorphic to S, which does not require the complementary gene.

P_1 and P_2 (= *prostrata*) are two polymeric genes the effect of which is to render the main stem transversal geotropic. $p_1p_1p_2p_2$ is perfectly erect (Fig. 7, right, p. 19). $P_1P_1P_2P_2$ is quite prostrate, not even the tips of the shoots being upturned. These genes, which are found in the typical *maritima*, are cumulative in their effects, neither 1 nor 2 P-genes being sufficient to render the plants entirely prostrate.

I will now proceed to consider the crosses which have convinced me that these genes are found in *Viola*.

CROSS I:

tricolor, lutea × *tricolor, violacea.*

V. 198 × V. 17; yellow × violet;

$LL \times ll$;

both parents were $RRM_1M_1M_2M_2M_3M_3$.

The two types, shown respectively on Plate I, Fig. 4 and Pl. II, Fig. 5, are commonly found growing wild. *V. tricolor, violacea* is the commoner form in Denmark, but it is also very common to find single individuals of *tricolor, lutea* among the ones with violet flowers.

I effected this crossing in 1919. F_1, comprising 29 plants, had a pale mauve tint. The flowers when they first opened were of exactly the same colour as *arvensis*, i. e. yellowish white (Pl. II, Fig. 1) and the yellow honey guide on the lower petal was more widely expanded than in *tricolor, violacea.* In course of time the colour changed, and all the petals turned pale mauve or pale violet, though never so deep

a violet as in *violacea* (Pl. II, Fig. 2). In F_2 there were only 3 types: the F_1 type and the two parent types, in the ratio of 2 : 1 : 1 as shown in Table 1.

Four of the F_2-plants were self-pollinated. How these segregated into F_3 is shown in the latter part of Table 1. Two were pale violet, and both segregated into F_3, one was violet and one bright yellow, and both these were constant. The pale violet plants found growing wild were also invariably found to be heterozygotes. The pale violet forms segregated in the species crosses are likewise never constant.

TABLE 1. *F_2 and F_3 ex tricolor, lutea × violacea.*

generation	biotypes	*ll*	*Ll*	*LL*	total
	phenotypes	violet	pale violet	yellow	
F_2	observed	43	98	49	190
	calculated	47,5	95	47,5	190
F_3	the colour of the mother plant				
	pale violet *Ll*.........	3	14	8	25
	» *Ll*.........	44	82	45	171
	yellow *LL*	—	—	260	260
	violet *ll*	46	—	—	46
F_2 + segregating F_3	observed	90	194	102	386
	calculated	96,5 ± 8,5	193 ± 9,8	96,5 ± 8,5	386

There does not seem, then, to be more than one gene's difference to account for this segregation. This cross alone, however, will not suffice to determine whether it is a question of a gene for yellow epistatic to violet, or a gene for violet epistatic to yellow, or whether after all, the pale violet may be an outcome of two allelomorphic genes in co-operation. In reality, the pale violet type is a compromise between the violet and the yellow, as far as can be judged by appearance. Cross VIII, however, shows that the yellow here dominates over the violet colours, and furthermore, the yellow, homozygotic type has pale mauve upper petals in early summer, while the violet colouring may, at this season, also show through in the lower petal. All this leads to the conclusion that the assumption of a gene for yellow epistatic to violet must be regarded as the best solution, the more so as the segrega-

tion results from the diallel cannot be explained by either of the other two theories.

CROSS II:

maritima, violacea × *tricolor, alba.*

V. 242—3 × V. 240—3; violet × white;

$A_1a_1A_2A_2P_1P_1P_2(P_2) \times a_1a_1a_2a_2p_1p_1p_2p_2$;

both parents were $RRM_1M_1M_2M_2M_3M_3llSS$.

The mother plant was a prostrate *tricolor*, *maritima*, from the same locality as Line 322, and in appearance altogether identical with the same, save as regards the colour of the flower itself, which here, in V. 242—3 was violet (Line 322 was derived from V. 242—6). The male parent was exactly as Line 320. It was upright, and a typical green-stemmed *alba* specimen. Table 2 shows the differences between the two plants, and also the appearance of F_1. This last comprised only 6 plants.

TABLE 2.

character	*maritima, violacea*	*tricolor, alba*	F_1
colour of flowers	violet $A_1a_1A_2A_2$	white $a_1a_1a_2a_2$	violet
colour of stem	strongly coloured with anthocyanin	pure green	middle coloured with anthocyanin
lower petal	acuminate (Fig. 5a)	non acuminate (Fig. 5 c)	acuminate (Fig. 5 b)
type of growth	prostrate (Fig. 7)	erect (Fig. 7)	prostrate (not so much as *maritima*)
leaves	very small (Fig. 6 a)	middle sized (Fig. 6 c)	middle sized (Fig. 6 b)
side shoots at the surface of the ground	many (*caespitosa*)	none	many

Segregations in Cross II:

TABLE 3. *Colour of flowers and stem*, F_2.

biotypes	phenotypes	V. 574	V. 575	V. 577	V. 578	total	calculated	V. 576	calculated
A	coloured	41	378	25	42	486	481,8	18	$17{,}25 \pm 2{,}08$
$a_1a_1a_2a_2$ ..	*alba*	2	21	2	3	28	32,2	5	$5{,}75 \pm 2{,}08$
	total	43	399	27	45	514	514	23	23

TABLE 4. *Type of growth, F_2.*

biotypes	phenotypes	V. 574	V. 575	V. 576	total	calculated	V. 577	V. 578
P	± prostrate	37	347	17	401	394,7	17	23
$p_1p_1p_2p_2$	erect	2	17	1	20	26,3	3	3
	total	39	364	18	421	421	20	26

TABLE 5. *Flower colouring + type of growth, F_2.*

flowers	stem	V. 574	V. 575	total	calculated
violet	prostrate	36	328	364	351,6
	erect	1	15	16	23,4
white	prostrate	1	18	19	23,4
	erect	1	0	1	1,6
	total	39	361	400	400

TABLE 6. *D:o do. F_3.*

observed	calculated
101	93,4
33	31,1
25	31,1
7	10,4
166	166

In F_2, the segregation, as regards the basal genes A_1 and A_2, was discernible even in the seedlings, the plants without any basal gene (*alba*) were quite green-stemmed, while those with one or more of the basal genes had the stems more or less tinged with anthocyanin. All the green-stemmed plants afterwards developed white flowers, and all those with anthocyanin coloured stems had violet flowers. F_2 was raised from 5 F_1-plants and 4 of these gave a segregation of 15 coloured : 1 *alba*, while one sowing apparently segregated in the ratio of 3 : 1. Table 3 shows the results of this segregation.

As regards the *type of growth*, by far the greater number of the F_2-plants were more or less prostrate; some as much so as *maritima*, which even in diffused light did not alter its direction of growth; a greater number resembled F_1, which did not cling so closely to the ground, and turned up a little in diffused light. In the open air, however, the angle of the main stem with the ground hardly exceeded 15—20°. A small number had the main stem entirely erect, as in *alba*; when this was bent down to the horizontal, the tip would in a comparatively short time — a few hours — return to the vertical. In respect of this character, F_2 segregated in the ratio of 15 prostrate to 1 erect. Two of the sowings had rather too many upright individuals (V. 577 and 578) though one could not say that the segregation actually

amounted to 3 : 1 (Table 4). The number of uprights in the three first sowings is rather too small, but there was also, now and again, some uncertainty as to whether a given plant should be included in one group or the other. There does not seem to be any linkage between the basal genes and genes for prostrate stem, as will be seen from Tables 5 and 6.

Probably, the less prostrate plants were those having only 1 or 2 *P*-genes. From one of these violet-flowering plants, belonging to the middle group as regards direction of stem, an F_3 was obtained by self-pollination (Table 6). This segregated both for colour of flower and direction of growth, in the ratio of 3 : 1, and must thus have been $A_1a_1a_2a_2P_1p_1p_2p_2$, which argues in favour of this supposition. It was quite evident that the proportion of prostrate to upright was here altogether different from that in F_2. From F_3 again, 3 upright plants were selected. These gave in F_4, 105, 27 and 56 plants respectively, all upright.

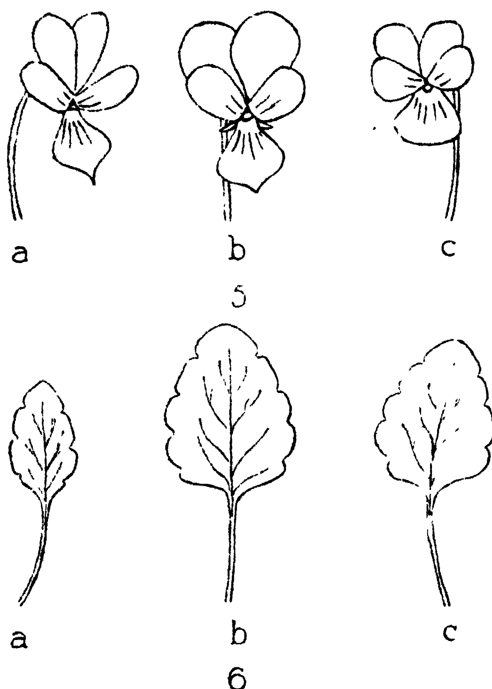


Fig. 5. Flower of a: *maritima*, c: *alba*, b: F_1.
Fig. 6. Rosette leaf of a: *maritima*, c: *alba*, b: F_1.

The sowing further showed a segregation in regard to *intensity of the anthocyanous colouring* on the stem of the coloured specimens, varying from the highly coloured *maritima* to the fainter hued *tricolor*, *typica*; also in regard to the *size of leaf*, *internodal length*, and *ramification* at the surface of the soil at the beginning of autumn — all characters of importance in the ecology of the plant, serving to distinguish *tricolor*, *maritima* from *tricolor*, *typica*. As, however, the extremes were linked up by a regular sequence of transition forms, there was little prospect of determining the number of genes without numerous measurements and further cultivation of many F_3, F_4 etc. This being out of the question under the circumstances, I made no attempts at enumeration. The *acuminate lower petal*, again, a character

peculiar to the West-Jutland *maritima* types (J. CLAUSEN 1922, p. 367) also showed segregation, but here likewise it was impossible to distinguish definite character types, as all stages of transition were found. The same applies to the type with *emarginate lateral petals,*



Fig. 7. Left: *maritima* Line 322 (prostrate); right: segregated type (erect).

characteristic of the island of Læsø (l. c., p. 367. Fig. 2). F_1 of a cross with *tricolor, typica* Line 3 showed dominance of *emarginata*, but the character varied so greatly in the individuals that enumeration of F_2 gave widely different results at different times.

CROSS III:

maritima, rosea × *tricolor, alba*:

Line 322 × Line 320; rose × white;

$A_1A_1A_2A_2rrP_1P_1P_2P_2 \times a_1a_1a_2a_2RRp_1p_1p_2p_2$;

both parent types were $M_1M_1M_2M_2M_3M_3llSS$.

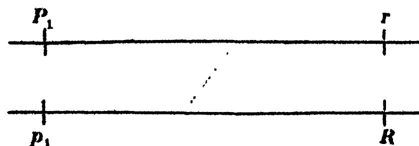
This cross answered approximately to the foregoing, save that we have here a further segregation in respect of one of the genes *R*, determining whether the colour of the flower shall be violet or rose. The crossing was made in both directions, and formed a link in the diallel crossing shown in Pl. I. The two parent types are shown as Figs. 3 and 2 respectively, F_1 was violet (Fig. 35 in the plate) and answered also in all other characters to the foregoing crosses' F_1. It comprised a total of 82 plants sown out in 2 years.

F_2 segregated in 15 more or less anthocyanin coloured to 1 pure

green (Table 7). All those with coloured stem afterwards developed either violet or rose flowers, all those with pure green stem had white flowers. The segregation was in the ratio of 45 violet : 15 rose : 4 white, as shown in Table 9. The three F_2-types are shown in Pl. I, Figs. 34—36, in the series between the two parent types. The numbers of the different phenotypes segregated, it will be noticed, agree well with the calculated results. Segregation in respect of growth type also turned out nicely, 15 : 1, as shown in Table 8. There did not, however, appear to be free combination between the colour of the flowers and the types of growth (Table 10); we find here too many *rose*, *erect*, and *violet*, *prostrate*. Among the erect, there are nearly three times as many rose as violet, whereas with free combination, it should be the reverse. This feature was noticeable at once on enumeration. It was impossible to mistake the violet and rose, and it seems hardly likely that one could be mistaken to any great extent in distinguishing between erect and more or less prostrate. How we are to regard this peculiarity, I find it difficult to say. The reaction gene R and the gene P have not come in together, yet there does seem to be some linkage between them. A crossing-over of 85,1 %, between P_1 and r for instance, (i. e. rp_1 and RP_1 gametes being formed 5,7 times more frequently than rP_1 and Rp_1) would from a purely numerical point of view make the segregations agree with the calculated figures, as shown in Table 10; but as nothing similar has hitherto been found in other organisms, this solution does not appear very probable at first sight.

Theoretically, however, there should be no objection to the assumption of such a high degree of crossing over, granted in the first place that:

1) P_1 and r were located in the same chromosome, but very far apart, F_1 thus having, in chromosomal respects, the following formula:



2) that the chromosomes in question formed as a rule *one* crossing over (not more!). In such case, r and p_1 would mostly go together and R and P_1 likewise.

In *Viola*, at the synapsis stage, the nuclear threads lie parallel, it is true, but practically speaking, so far apart that it cannot be seen which threads are partners. Nor is there any duality discernible in

Segregations in Cross III:

TABLE 7. *Stem colouring, F_2.*

biotypes	phenotypes	observed	calculated
A.........	coloured	965	959,1
$a_1a_1a_2a_2$	green	58	63,9
	total	1023	1023

TABLE 8. *Type of growth, F_2.*

biotypes	phenotypes	observed	calculated
P.........	prostrate	833	831,6
$p_1p_1p_2p_2$	erect	54	55,4
	total	887	887

TABLE 9. *Flowering colours, F_2.*

biotypes	phenotypes	Plate I, Fig.	observed	calculated	ratio
AR................................	violet	35	629	623,7	45
Arr	rose	36	204	207,9	15
$a_1a_1a_2a_2$	white	34	54	55,4	4
		total	887	887	64

TABLE 10. *Flower colouring and types of growth, F_2.*

flower colouring	main stem	ratio	observed	*free combination* calculated upon 887 individuals	*83,1 % c/o: n = 5,7;* calculated upon 833 *coloured* individuals
violet	prostrate	675	616	584,7 ± 14,1	610,4 ± 12,8
	erect	45	13	39,0 ± 6,1	14,4 ± 3,8
rose	prostrate	225	171	194,9 ± 12,3	170,5 ± 11,6
	erect	15	33	13,0 ± 3,6	37,7 ± 6,0
white	prostrate	60	46	52,0 ± 7,0	—
	erect	4	8	3,4 ± 1,8	—
	total	1024	887	887	833

the thread itself. But no one has yet been able to make out with certainty whether crossing over takes place in the synapsis or possibly at a later stage, as for instance in the strepsinema. *Viola* does actually show, in the strepsinema stage, handsome crossings of the different gemini. Some are ring-shaped, but the greater part consist of two threads, crossing in one place, and not twining round one another several times as for instance in the *Liliaceæ*. Sometimes the two

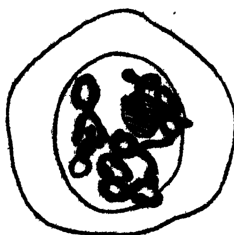


Fig. 8. Gemini of *Viola* in the strepsinema stage (× 1800).

threads are attached to each other at one end, and make a cross in the middle, the opposite ends being free. Fig. 8 shows different types of gemini from the strepsinema of *Viola*. I mention this solution merely as a *possibility*: for I do not consider that an isolated instance of apparent crossing over of more than 50 % should be taken too seriously; and in particular, I should like first of all to see the opposite crossing: *rose, erect* × *violet, prostrate*. I have these types, so that the crossing can be made.

In this cross, all the plants had the dark spot on the front of the style, as in the case of the parent also.

CROSS IV:

tricolor, lutea × *tricolor, alba*;
Line 511 × Line 320; yellow × white;
$A_1A_1A_2A_2LLss \times a_1a_1a_2a_2llS_1S_1$;
both parents were $a_3a_3RRM_1M_1M_2M_2M_3M_3$.

This cross answered approximately to cross I, save that we had here further segregation with regard to the two basal genes for violet colouring and also with regard to the spot gene. F_1 was pale violet, and resembled exactly the F_1 ex yellow × violet; it is shown in Pl. I, Fig. 19. F_1 had also coloured stem, and spot on front of style. It comprised 63 plants, all alike. The crossing was made in both directions.

In F_2, I obtained, as regards flower colouring, 5 types, shown in Pl. I, between the two parent types (Figs. 16—20). The 5 types were: yellow, pale violet (as F_1), violet (as *tricolor, typica*) all with coloured stem, and *alba*-yellow (upper petals white, not yellowish white; lower petal bright yellow), and white (*alba*). Both these last two had a green stem with no anthocyanin. The honey streaks in *alba*-yellow were also pale, greenish as in *alba* itself. All the white-flowered ones have the slight fold at the corners of the lower petal, as shown in the figures. In *alba*-yellow, only a slight indication of this folding over is discernible. For the rest, the numerical proportion between the types will be seen from Tables 11 and 12. Fig. 9 is a photograph of 4 of the segregated colour types, from left to right: violet, pale violet, yellow, and *alba*. Portrait film was used, which shows yellow as dark. It

will be noticed that the yellow is more extensive on the pale violet than in the violet proper.

Two points should be noted in connection with this segregation:

1) A_1 and A_2 are only necessary basal genes for violet and red, not for yellow.

2) There are too few yellow in proportion to the pale violet; the number of violet proper, on the other hand, agrees fairly well. As

Segregations in Cross IV:

TABLE 11. *Flower colouring, F_2.*

biotypes	stem	flower colouring	Plate I, Fig.	observed	calculated	ratio
All...............	coloured	violet	18	179	173,2 ± 11,5	15
ALl	coloured	pale violet	19	361	346,4 ± 13,6	30
ALL	coloured	yellow	20	150	173,2 ± 11,5	15
$a_1a_1a_2a_2\left\{\begin{matrix}ll\\Ll\end{matrix}\right.+$	green	*alba*	16	40	34,6 ± 5,7	3
$a_1a_1a_2a_2LL$ ...	green	*alba*-yellow	17	9	11,6 ± 3,4	1
			total	739	739	64

TABLE 12. *Stem colouring, F_2.*

stem	observed	calculated
coloured with anthocyanin	690	692,8
green	49	46,2
total	739	739

Table 13. *Style spot, F_2.*

style spot	observed	calculated
with spot S_1	547	554,2
without spot s_1	192	184,8
total	739	739

TABLE 14. *Style spot + L gene, F_2.*

biotypes	lower petal	style spot	observed	calculated	ratio
$Ll+ll\,S_1$	non yellow	with	437	435	3
$Ll+ll\,s_1s_1$	non yellow	without	143	145	1
		total	580	580	4
$LL\,S_1$	yellow	with	110	119,2	3
$LL\,s_1s_1$	yellow	without	49	39,8	1
		total	159	159	4

there is nothing the matter with the proportion between violet and pale violet, the discrepancy cannot be due to destruction of a number of L gametes, as this would affect the proportion between ll and Ll, giving too many ll. The most likely explanation is, that the yellow LL individuals have less vitality than the pale violet Ll and the violet ll. In Cross I, the reverse was the case; we had a small surplus of LL

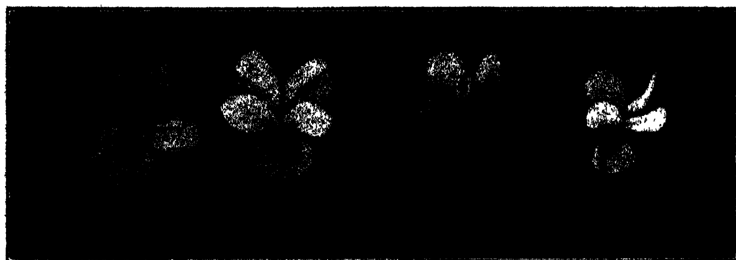


Fig. 9. Flowers of *V. tricolor, lutea* × *alba*, F_2; left to right *All*, *ALl*, *ALL* and *aa*; (portrait film).

individuals. Among wild-growing plants in Denmark, however, there is a large surplus of ll individuals, just as in the present cross.

The coloured spot on the front of the style showed dominance, F_1 having the coloured spot and F_2 segregating in the ratio of 3 : 1, as shown in Table 13. Table 14 combines the segregation with regard to L and S_1 genes. There hardly seems to be any linkage between these two genes.

CROSS V:

tricolor, lutea × *maritima, rosea*;
Line 511 × Line 322; yellow × rose;
RRLLSSKK × *rrllsskk*;
both parents were $A_1A_1A_2A_2a_3a_3M_1M_1M_2M_2M_3M_3$.

The crossing was carried out in the direction indicated. The 19 F_1-plants resembled F_1 of the foregoing cross and of Cross I, and were, of course, pale violet (Pl. I, Fig. 23). F_1 had style spot.

In F_2, as regards colour, it was possible to distinguish 4 types, shown in Pl. I, Figs. 21—24, between the two parent types. These 4 types were: violet (as *tricolor, typica*), rose (as *maritima, rosea*), pale violet to pale rose (the heterozygotes with regard to the L gene), and yellow (= *tricolor, lutea*). Fig. 10 shows the 4 types from left to right in the order stated. This is also reproduced from a photograph taken

on portrait film. The segregation figures are given in table 15. The cross shows that *tricolor, lutea* has an *R* gene, but that it is impossible to trace the influence of this gene in both *LL* and *Ll* individuals. No essential deficit of yellow is here apparent.

One of the F_1-plants had striped upper petals, deep violet coloured

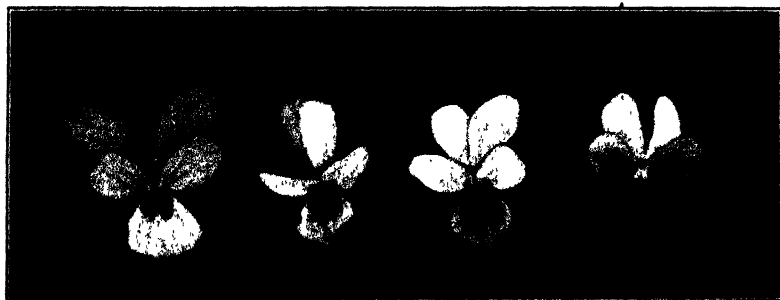


Fig. 10. Flowers of *tricolor, lutea* × *maritima, rosea*, F_2; left to right *Rll*, *rrll*, *Ll* and *LL*; (portrait film).

parts alternating with fainter bands of pale violet. On counting in July, no stripedness was apparent in the offspring. Early in October, however, I noticed that striped flowers had appeared in the offspring of this plant. A count showed that out of 37 pale violet plants still in the ground, 11 had striped flowers (Fig. 11). There was also one plant out of 20 yellow in which the upper petals were faintly striped with mauve. Among 15 violet and 4 rose, no striped flowers were found. This agrees well with the theory that stripe formation is due to slight local mutations in the upper petals. These mutations affect the *L* gene, which disappears. The pale violet *Ll* petals thus become locally *ll*, which is violet, and the yellow *LL* become locally *Ll*, which is pale violet. In the violet and rose flowers, which do not contain the *L* gene, this mutation cannot take place. In none of the other four F_2-sowings of this cross did I find striped flowers, so the power of forming these local mutations must be said to be hereditary. As a rule, only some of the flowers on one plant, not all, were striped.

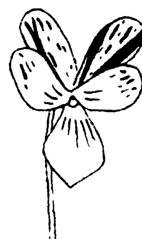


Fig. 11. Flower of formula *Ll*, locally mutated to *ll* (the dark striation).

Segregation of the style spot showed numerical proportions differing from all the other crosses (Table 16). Here we have distinctly a ratio of 9 : 7, so that two genes are required to produce the spot. As Line 322 *has* the spot, it must then contain both genes, and as

there are two genes' difference in the two parent types, Line 511 *must* therefore have been *sskk*.

Segregations in Cross V:

TABLE 15. *Flower colouring*, F_2.

biotypes	phenotypes	Plate 1, Fig.	observed	calculated	ratio
Rll	violet	22	106	94,7	3
rrll	rose	21	38	31,6	1
..Ll	pale violet + pale rose	23	239	252,5	8
..LL	yellow	24	122	126,2	4
		total	505	505	16

TABLE 16. *Style spot*, F_2.

biotypes	phenotypes	observed	calculated	ratio
SK	with spot	279	284,1	9
ssK + Skk + sskk	without spot	226	220,9	7
	total	505	505	16

TABLE 17. *Style spot and R-gene*, F_2.

flower colouring	style spot	observed	calculated	ratio
violet *Rll*	with	58	60,8	27
	without	48	47,2	21
rose *rrll*	with	18	20,2	9
	without	20	15,8	7
	total	144	144	64

TABLE 18. *Style spot and L-gene*, F_2.

lower petal	style spot	observed	calculated	ratio
non yellow *ll + Ll*	with	203	213	27
	without	180	165,7	21
yellow *LL*	with	76	71	9
	without	46	55,3	7
	total	505	505	64

The combination of spot and flower colouring will be seen from Tables 17 and 18. The relation of the *R* gene to the genes affecting the spot is shown in Table 17. There is no sign of linkage here. The same applies to the relation between the *L* gene and the genes for spot (Table 18).

In this cross, the »yellow» type does not seem to have a very high mortality, the proportion between yellow and non yellow being approximately correct, as will be seen from the following:

	observed	calculated
Non yellow ($ll + Ll$)	383	378,8
Yellow (LL)	122	126,2

A count was made of the plants with acuminate lower petal and plants without, but no accurate delimitation was possible. The count showed 300 acuminate as against 205 non acuminate, which corresponds approximately to a count in Cross II.

CROSS VI:

tricolor, hortensis × *maritima, rosea*;
Line 519 × Line 322; *velutina 3* × *rose*;
$R_1R_1R_2R_2m_1m_1m_2m_2m_3m_3ss \times r_1r_1r_2r_2M_1M_1M_2M_2M_3M_3SS$;
both parent types were $A_1A_1A_2A_2KKll$.

The crossings were made in the direction noted. The 54 F_1-plants resembled in colour the ordinary wild-growing *tricolor, violacea*, and were not velvety coloured, at any rate not at midsummer. F_1 is shown in Pl. I, Fig. 13. In early summer, and especially in late summer, the colour was more or less velvety purple, especially in the two upper petals, but it was noted that one and the same plant might have some flowers of a quite pronounced velvety purple, and at the same time other flowers not velvety at all. F_1 had style spot, and in point of growth resembled chiefly *maritima*, having extended, not erect stems.

The segregation in F_2 was very complicated, there being no fewer than 5 genes for colouring of the flowers, apart from the gene for style spot, participating in the segregation. The first count was made on the 16th of July, i. e. at midsummer, somewhat later than for the other segregations, in which *tricolor, hortensis* was included. It was very dry and hot just at this time, and the effect of the heat and drought was evident in the result, as I obtained only 108 *velutina* as against 616 *non-velutina*, those with slight trace of velvet, but known to be heterozygotes, being reckoned as *non-velutina*. There were in all 724 plants at that time, and the theoretical figures should have been 181 ± 11,7 *velutina* (m_3m_3) as against 543 ± 11,7 *non-velutina* (M_3). That is to say an enormous deficit of the *velutina*. That the temperature and the drought affected types with these colours could

be seen *inter alia*, from the mother type, Line 519, which during this period lost its velvety colouring both on the lateral petals and on the lower one. The type shown in Pl. II, Fig. 3 also lost practically all its velvety colouring and turned yellowish white. It was therefore necessary later on to make a fresh count of the flower colourings. This was done on September 24th, and with the same limitation of the types as in the first instance, I obtained:

	observed:	calculated:
non-velutina	505	498,8 ± 11,2
velutina	160	166,2 ± 11,2
total	665	665

The *velutina* were distributed among the types referred to on p. 12 and shown in Fig. 3 (see also Fig. 12):

velutina 1: only the upper petals velvety (Fig. 3 a);

velutina 2: upper petal and also a tip of the lower one velvety, sometimes *traces* of velvet on the lateral petals (Fig. 3 b).

(These two types cannot always be distinguished with certainty.)

velutina 3: the upper petals velvety and with a velvety *border* on the lower petals and side petals (Fig. 3 c). This type is easily distinguishable from the others, and answered in point of *colour* entirely to *tricolor, hortensis*.

Among the three *velutina* types as well as the *non-velutina*, both violet and rose individuals were found, but only one rose to every sixteen specimens. I am not quite certain whether »*velutina 3*» occurred among the rose, as the number of specimens in the »*velutina, rosea*» group is so small, and I do not know exactly what it should look like. There were only 665 specimens in all, and the type, »*velutina 3, rosea*» should only be represented in 1 specimen out of 1024, so there was no great likelihood of its being among them.

Fig. 12 is reproduced from a photograph of five colour types. The photograph shows, more clearly than direct observation, the difference between the *velutina* types, as these deep velvety purple colours affect the plate far less than do the violet, which contains much blue. In the middle is the rose type, in the upper row from the left »violet *non-velutina*», and »violet *velutina 1*»; in the lower row are »*velutina 2*» and »*velutina 3*». The last especially is very deep in colour. Plate II, Figs. 10—15, gives the segregated types in colour. Among the *velutina, rose*, only one type has been reproduced, the darkest there was Fig. 14. It is presumably a »*velutina 2*». But there were also a number of rose which certainly belonged to the group »*velutina 1*».

Table 19 gives a survey of the total segregation in flower colouring, while Table 20 shows only the gradation in velvety colouring, without regard to whether the colour itself was violet or rose. As M_3 removes *all* velvety colour, we get a segregation which at the first glance might appear to be monohybrid, this gene being so predominant in its effect; on closer examination, however, we find that the three types are unquestionably present among the *velutina*. Table 20 shows very plainly that the three modifying genes are epistatic one to another.

Violet in regard to rose segregates very neatly in the ratio of 15 : 1 showing that there are two polymeric »reaction genes» each of which is capable of altering the colour from rose to violet. None of these seems to be linked to any of the modifying genes (Table 19). Among the violet, *non-velutina*, however, there were several slightly different shades of colouring, presumably due to the number of reaction genes present.

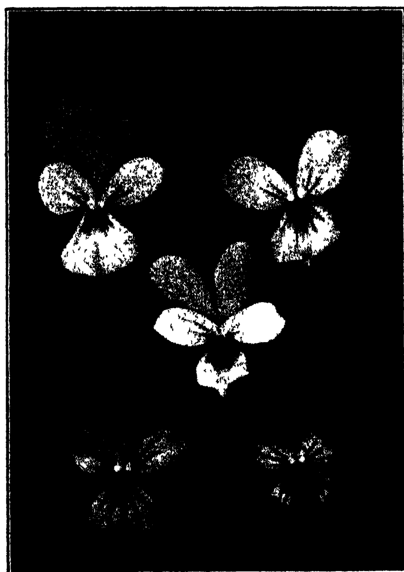


Fig. 12. Flowers of *tricolor, hortensis* × *maritima, rosea, F_2;* upper: »*non-velutina*» and *velutina 1;* in middle: *rosea;* lower: *velutina 2* and *velutina 3.*

Table 22 shows the segregation of the style spot after the enumeration on July 7th. It is monofactorial, but there is nevertheless some deficit in the »no spot» group. This may possibly be due to the fact that the style was examined very energetically with the magnifying glass, and some few plants with very faint traces of colour on the front of the style were thus discovered; these were included in the »spot» group, which apparently should not have been done. Table 23 shows the relation between style spot and velvet colouring. As I have only the first count to go by, the figures are not so valuable. But at any rate, it does not suggest that any linkage exists.

Table 24 shows the result of the count with regard to growth type: extended (prostrate) or upright (erect). The result varied very considerably for the different sowings, as will be seen from the table. V. 849 is particularly bad, and to some extent also V. 852. The former, and part of the latter, stood in the shade on the north side of a very

Segregations in Cross VI:

TABLE 19. *Flower colouring, F_2.*

phenotypes			Plate I, Fig.	biotypes	observed	calculated	ratio
non-velutina		violet	13	$R \ldots M_3$	476	467,6	720
		rose	15	$r_1r_1r_2r_2 \ldots M_3$	29	31,2	48
velutina	violet	*velutina 1*	12	$R \ldots M_2m_3m_3$	102	116,9	180
		velutina 2	11	$RM_1m_2m_2m_3m_3$	32	29,2	45
		velutina 3	10	$Rm_1m_1m_2m_2m_3m_3$	13	9,7	15
	rose	*velutina 1*	14	$r_1r_1r_2r_2 \ldots M_2m_3m_3$	10	7,8	12
		velutina 2		$r_1r_1r_2r_2M_1m_2m_2m_3m_3$	3	1,9	3
		velutina 3		$r_1r_1r_2r_2m_1m_1m_2m_2m_3m_3$	0	0,7	1
				total	665	665	1024

TABLE 20. *The velvety colours, F_2.*

biotypes	phenotypes	observed	calculated	ratio
$\ldots M_3$	*non-velutina*	505	498,7 ± 11,2	48
$\ldots M_2m_3m_3$	*velutina 1*	112	124,7 ± 10,1	12
$.M_1m_2m_2m_3m_3$	*velutina 2*	35	31,2 ± 5,5	3
$m_1m_1m_2m_2m_3m_3$	*velutina 3*	13	10,4 ± 3,2	1
	total	665	665	64

TABLE 21. *The R-genes, F_2.*

biotypes	phenotypes	observed	calculated	ratio
$\ldots R \ldots$	violet	623	623,4	15
$r_1r_1r_2r_2$	rose	42	41,6	1
	total	665	665	16

TABLE 22. *The style spot, F_2.*

style spot	observed	calculated	ratio
with	559	543 ± 11,7	3
without	165	181 ± 11,7	1
total	724	724	4

TABLE 23. *Style spot and velvety colours. F_2. (Enumerated $^{10}/_{7}$).*

velvety colour	style spot	observed	observed ratio
non-velutina	with	473	3,1
$\ldots M_3$	without	143	0,9
velutina 1—3	with	86	3,2
$\ldots m_3m_3$	without	22	0,8

TABLE 24. *Type of growth, F_2. (Enumerated $^{16}/_7$).*

main stem	V. 849	theoretical	V. 850	theor.	V. 851	theor.	V. 852	theor.	total	theor.
prostrate	120	138	82	81	147	142	293	308	642	679
erect	27	9	4	5	15	10	36	21	82	45
total	147	147	86	86	162	162	329	329	724	724

tall hazel hedge. And as diffused light tends to render prostrate plants more upright (cf. TURESSON 1919) it is very likely that the shade here has caused several of the $P_1p_1p_2p_2$ plants to become upright. The apparent repulsion between the *R* gene and a *p* gene shown in Cross III cannot therefore be shown to exist here, more particularly as we have here further to reckon with one *R* gene more, which complicates the position to such a degree as to render the definite demonstration of a divergence impossible, save with an F_2 of about 10,000 specimens to work from.

CROSS VII:

tricolor, hortensis × *tricolor, alba*;
Line 519 × Line 320; *velutina 3* × white;
$A_1A_1A_2A_2A_3A_3m_1m_1m_2m_2m_3m_3ss \times a_1a_1a_2a_2a_3a_3M_1M_1M_2M_2M_3M_3S_1S_1$;
both parents were *RRII*.

The crossing was carried out in both directions, but I had only F_1 in the direction noted. 61 F_1-plants answered in respect of colour entirely to the F_1 of the previous cross, i. e. resembling a *tricolor, violacea*, but were nevertheless at certain seasons not a little velvety in colour. It answers most nearly to Pl. I, Fig. 8. The stem was coloured with anthocyanin, and the style had the spot.

In F_2, the segregation in regard to basal genes for red and violet colouring was discernible at once in the seedlings. As will be seen from Table 25, there was here an evident segregation of 63 : 1, so that we have to reckon with 3 basal genes in *Viola*; a feature which is altogether unique. It is, indeed, as far as I am aware, the first time polymery has ever been shown to exist in any organism with regard to the basal gene for colouring. This discovery also explains why the white *Viola* is so rare in a state of nature, since all 3 basal genes must be lacking to produce the white. I have only found this type once. It is also peculiar to find so high a degree of polymery in a plant

with so relatively low a chromosome number, and that, moreover, a prime figure. This seems to suggest that *tricolor*, with its 13 chromosomes, is already tri-diploid, so that the basal figure is 3, and the figure 13 thus a derivative of a 12-chromosomed type, possibly arising through aberration. Perhaps, however, the polymery applies only to a single chromosome, which may have been reduplicated by one or more crossings.

All the green-stemmed plants had white flowers, all those with stems tinged by anthocyanin yielding violet-coloured flowers, some velvety, others not. The velvety colouring showed the same three stages as in the foregoing cross: *velutina 1*, *-2* and *-3* (see p. 28). The F_2-types are shown in Pl. I between the two parents Figs. 5—9. Fig. 13 shows a photograph of the types, with *alba* in the centre. In the upper row, reading from left to right, are »violet, *non-velutina*», and *velutina 1*; the lower row has *velutina 2* and *velutina 3*.



Fig. 13. Flowers of *tricolor, hortensis* × *tricolor, alba*, F_2; upper: »*non-velutina*» and *velutina 1;* in middle: *alba;* lower: *velutina 2* and *velutina 3.*

In Crosses VI and VIII the type M_3m_3 ($= F_1$) could be associated with a fair degree of certainty with the *non-velutina* M_3M_3; this, however, could not be done here. There were all possible degrees of transition from the very slightly velvety to *velutina 1* (. . $M_2m_3m_3$), Pl. I, Fig. 7. This is presumably connected with a cryptomeric segregation in regard to the number of basal genes present, which in the coloured types vary from 1—6. *Velutina 3*, i. e. *tricolor, hortensis*, is still the easiest type to distinguish with certainty, but occurs only in very small numbers. Table 27 shows the segregation. Taking under one head the hardly distinguishable groups »trace of velvet» (on upper petals), »*velutina 1*» and »*velutina 2*», the number found agrees fairly well with the calculated figure. In order to keep the numerical proportions within reasonable limits, the calculation in Table 27 has been made in proportion to the 628 coloured specimens.

Table 28, on the other hand, is from calculations in which all 7 genes are considered.

The style spot segregated 3 : 1, without any demonstrable linkage, as will be seen from Tables 26, 28 and 29.

Segregations in Cross VII:

TABLE 25. *The basal genes, F_2.*

colouring of stem	observed	calculated	ratio
anthocyanous	628	625,1	63
green	7	9,9	1
total	635	635	64

TABLE 26. *The style spot, F_2.*

style spot	observed	calculated	ratio
with spot	479	476,3	3
without spot	156	158,7	1
total	635	635	4

TABLE 27. *The flowering colours, F_2.*

stem	flower colouring	Plate I Fig.	biotypes	observed	calculated (on 628)	ratio
coloured	*non velutina*	8	$A \ldots M_3M_3$	147	$157{,}0 \pm 10{,}9$	16
	trace of velvet		$A \ldots M_3m_3$	260 } 470	314,0 } $461{,}2 \pm 11{,}1$	32 } 47
	velutina 1	7	$A \ldots M_2m_3m_3$	138	117,8	12
	velutina 2	6	$AM_1m_2m_2m_3m_3$ ...	72	29,4	3
	velutina 3	5	$Am_1m_1m_2m_2m_3m_3$	11	$9{,}8 \pm 3{,}1$	1
green	*alba*	9	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$	7	see Table 25	—
			total	635	628	64

TABLE 28. *Style spot and all the flowering colours, F_2.*

biotypes	flower colouring	style spot	observed	calculated	ratio
$A \ldots M_3M_3$	*non-velutina*	with	105	117,2	3024
		without	42	39,1	1008
$A \ldots M_3m_3$ .... $+ A \ldots M_2m_3m_3$...... $+ A M_1m_2m_2m_3m_3$	trace of velvet + *velutina 1* + *velutina 2*	with	359	344,3	8883
		without	111	114,7	2961
$Am_1m_1m_2m_2m_3m_3$	*velutina 3*	with	10	7,3	189
		without	1	2,4	63
$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$	*alba*	with	5	7,5	192
		without	2	2,5	64
		total	635	635	16384

TABLE 29. *Style spot and M_3 alone, F_2.*

biotypes	flower colouring	style spot	observed	calculated	ratio
.... M_3M_3	*non-velutina*	with	105	117,8	3
		without	42	39,2	1
.... M_3m_3	*velutina*	with	369	353,2	9
.... m_3m_3		without	112	117,8	3
		total	628	628	16

CROSS VIII:

tricolor, lutea × *tricolor, hortensis*;

Line 511 × Line 519; yellow × *velutina 3*;

$M_1M_1M_2M_2M_3M_3LL \times m_1m_1m_2m_2m_3m_3ll$;

both parents were $A_1A_1A_2A_2R_1R_1ss$.

The crossing was carried out in both directions, but I had only F_2 in the direction noted. F_1 did not altogether resemble the ordinary pale violet F_1 type in colour. The lower petal was yellower, only with a narrow pale mauve border at the bottom, and the two upper petals were a deeper mauve than usual (Pl. I, Fig. 32). Occasionally, the two upper petals of F_1 were somewhat velvety. There were 17 F_1-plants in all.

In F_2, a motley variety of types appeared, and it was evident that the yellow colouring on the lower petal was highly predominant, more so than in F_2 of *tricolor, violacea* × *tricolor, lutea,* which was also to be expected from the pronounced yellow of F_1. Though many of the types were so nearly alike that it was impossible to distinguish them with certainty, there were nevertheless certain types which could with a very fair degree of certainty be distinguished from the rest, and I availed myself of this in making the count. This sowing was the first of the *hortensis* crosses to be counted. At the time when the count was made, I had no theory or opinion whatever as to what curious combination of genes contributed to these complicated segregations, and the separation into groups is therefore not made quite in the same way for the three *hortensis* crosses, but arranged from a general idea as to which types could be distinguished with a fair degree of certainty in each individual cross. And finally, where any types

appeared in the count to be less well defined, this was noted in the record immediately after the general description of the types.

Pl. I, Figs. 25—33 show the principal F_2 types between the two parent types. Figs. 29—33 have yellow lower petal, Figs. 25—28 have not. Within each of these groups there are the four usual grades of velvety colouring, viz. from below upwards: »*non-velutina*», »*velutina 1*», »*velutina 2*» and »*velutina 3*». The types Figs. 33 and 32 merged gradually into each other, as also 30 and 29 (*velutina 2* and *-3* with yellow lower petal) and Figs. 27 and 26 (= *velutina 1* and *-2* without

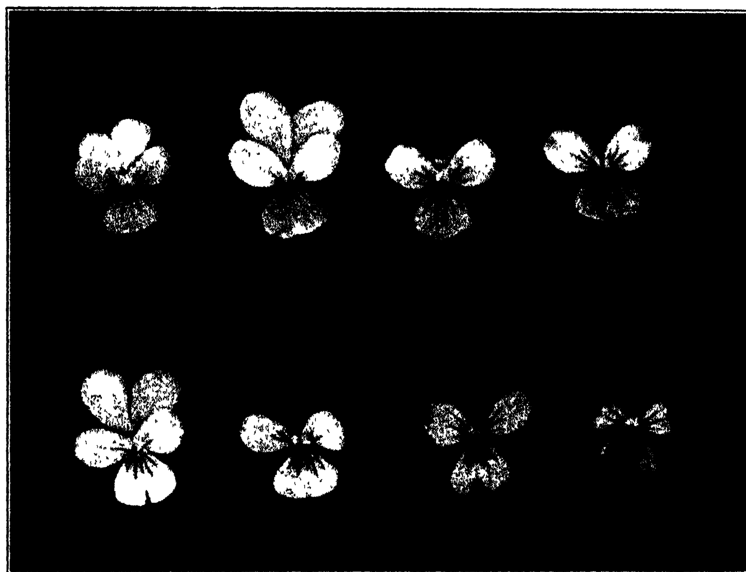


Fig. 14. Flowers of *tricolor, lutea* × *hortensis, F_2;* see text; (panchromatic film).

the yellow). Fig. 29 is = *tricolor, violacea,* Fig. 33 = *tricolor, lutea* and Fig. 25 = *tricolor, hortensis,* Line 519. The photograph Fig. 14 (panchromatic film) shows in the upper row the types with yellow lower petal, viz. from left to right: yellow, F_1 type, *velutina 1,* and presumably *velutina 2.* In the lower row are the violet, not yellow types, similarly from left to right: violet (*non-velutina*), *velutina 1, velutina 2* and *velutina 3* — i. e. in the same sequence as Table 30.

Tables 30—32 give a survey of the segregations. The figures found agree with the calculated values as well as could be expected with these types, which are not sharply defined one from the other, and are subject to much non-hereditary modification.

There are several points to be noted about this cross:

1) The gene L for yellow here acts very dominantly, and is treated as such (Table 31). It is not full dominant, however, as we find for instance, the presumable heterozygotes Pl. I, Fig. 32 with a faint mauve border in the lower petal. Evidently then, the three modifying genes also modify the yellow colouring to a certain extent, and render it paler, so that on the other hand, types lacking some of the modifying *M* genes also have the yellow colouring enhanced. The »*velutina yellow*» in particular are of a very intense yellow.

Segregations in Cross VIII:

TABLE 30. *All the flowering colours, F_2.*

lower petal	the velvety colour		Plate I, Fig.	biotypes	observed	calculated	ratio
bright yellow	*non-velutina*	*= lutea*	33	$LL \ldots M_3$	82 } 288	96 } 288	144
		$= F_1$	32	$Ll \ldots M_3$	206	192	
	velutina 1		31	$L \ldots M_2 m_3 m_3$	66	72	36
	velutina 2 + 3		29 + 30	$L\binom{M_1}{m_1 m_1} m_2 m_2 m_3 m_3$	19	24	12
violet	*non-velutina*	violet	28	$ll \ldots M_3$	100	96	48
	velutina 1 + 2		27 + 26	$ll\binom{\ldots M_2}{M_1 m_2 m_2} m_3 m_3$ ...	36	30	15
	velutina 3		25	$ll m_1 m_1 m_2 m_2 m_3 m_3$ ...	3	2	1
				total	512	512	256

TABLE 31. *The L-gene, F_2.*

lower petal	biotypes	observed	calculated	ratio
yellow	L......	373	384	3
violet	ll......	139	128	1
	total	512	512	4

TABLE 32. *The M_3-gene, F_2.*

phenotypes	biotypes	observed	calculated	ratio
non-velutina	M_3 ...	388	384	3
velutina	$m_3 m_3$	124	128	1
	total	512	512	4

2) *LL* is, it is true, epistatic over M_3, but not over $m_3 m_3$. As regards the upper petals, we must doubtless regard the entire series, M_1, M_2, M_3 and *L* (and *W*) as a series of bleaching genes, the most powerful being M_3. When this is present, *LL* can further bleach the

upper petals to a yellowish white. As regards the lower petal, *LL* is evidently capable of suppressing the velvety colouring to a certain extent. $LLm_1m_1m_2m_2m_3m_3$ (*velutina 3*) has not the velvety *border* (Pl. I, Fig. 29).

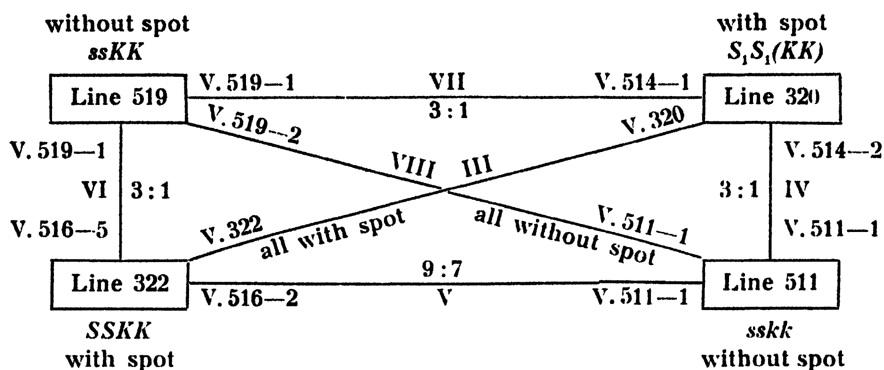
3) An interesting feature is the fact that the famous old pansy »Lady Bath» raised by WHEELER in 1834, figured and described by WITTROCK 1896, p. 20—21, the type shown in J. STURM 1802, 1. Abth. Heft 11, and that shown in NEES VON ESCHENBECK 1828 II, tab. 387 can all be identified in regard to colouring, as being $m_1m_1m_2m_2m_3m_3LL$ = »yellow, *velutina 3*», my Pl. I, Fig. 29. This combination of colours is the true *tricolor* from which the name is taken. The plant shown in *Flora Danica IV*, tab. 623 (1777), on the other hand, is . . $M_2m_3m_3ll$ = »violet, *velutina 1*» (my Pl. I, Fig. 27) while the old garden type *Jacea trinitatis hortensis flore purpureo*, figured in 1742 by WEINMANN (WITTROCK 1896, p. 15, Fig. 9) can be identified as $m_1m_1m_2m_2m_3m_3ll$ = »violet, *velutina 3*», my Pl. I, Fig. 25. All these old illustrations show pure *tricolor* types with no trace of crossing with *V. lutea* HUDS., and answer to the assortment found in the old garden whence Line 519 was procured.

4) The type »violet, *velutina 3*», $m_1m_1m_2m_2m_3m_3ll$ = *tricolor, hortensis* was in cross VIII only reproduced in the ratio of 1 : 255, as there were found to be 3 velvet *bordered* : 509 without velvet border (calculated 2 : 510). That is to say, *tricolor, hortensis* lacks four genes which *tricolor, lutea*, possesses. This was a surprising result, as I had expected, prior to the crossing, to find the dark colouring in *hortensis* dominating, but the type »*velutina 3*» was so easily recognisable that no mistake was possible.

SURVEY OF THE TRICOLOR CROSSES MADE.

Crosses III—VIII are an instance of the great advantages offered by the diallel method also when applied to ordinary genetic investigations with *qualitative* differences between the types. A number of types crossed *in all possible directions* affords far more definite points to work on, and the analysis is far more thorough than by chance crossings. Properly speaking, it *should* be simply a matter of course that crossings made for scientific purposes ought always to be carried out in this manner. There are naturally certain difficulties involved by the use of this method beyond those attaching the more casual forms of crossing. It is a well known fact that the fewer data one has in the experiments the easier it is to explain the results. I have

myself had to reckon with one of these difficulties in the diallel. It was the coloured style spot which was the source of trouble. The segregations taken *separately* were easy enough to explain, occurring as they did in the ratio of 3 : 1 or 9 : 7, which could be met by assuming that the different F_1 had the formula *SsKK* or *SsKk* respectively. But when it came to distributing the genes among the four parent types, difficulties at once arose, for *however* they might be distributed, they would not give the results actually produced by the segregations. The accompanying diagram shows the diallel with number of the parent plants indicated:



It should be noted that the lines were altogether constant also as regards the spot.

Cross V (Line 322 × Line 511) required the difference of two complementary genes. As Line 322 *has* the spot, it must possess *both* these genes, i. e. must be *SSKK*. Line 511, which has no spot, can then have only one formula, viz. *sskk*. This gives a segregation of 9 : 7.

Line 320 *has* the spot, and should therefore possess both genes. Cross IV with Line 511 should segregate 9 : 7. As will be seen, however, the actual result was 3 : 1. This difficulty appears insuperable. The *same individual* of V. 511 was used for all the crossings, and it is in reality quite impossible to reconcile the two ratios in Cross IV and Cross V unless we assume that the spot gene which Line 320 possesses is another, let us call it S_1, which does not require the complementary gene in order to produce the spot. This must, furthermore, be allelomorphous to *S*, as we should otherwise, in Cross III, have had a segregation of some plants without the spot, which was not the case.

None of the other crosses present any difficulty. Line 519 must be *ssKK*, which in Cross VI gives the segregation found, viz. 3 : 1.

Segregation also took place in respect of size of leaf and size of flowers: these points, however, were not subjected to further investigation.

All the *tricolor* lines employed had 13 chromosomes, and as the segregations appear to take place without irregularity of any kind, I have not gone further into the cytology of the bastard plants. I have, however, investigated F_1 of crosses I and V; reduction division here took place with the greatest regularity. There were 13 finely bivalent chromosomes, and the total picture resembled completely that in the homozygotic lines.

IV. CROSSINGS BETWEEN DIFFERENT ARVENSIS LINES.

There are no great morphological differences between the various *arvensis* lines grown in the open; at any rate, not such as could be useful in segregations. The shape of the leaves is a difficult character to work with, and requires a very great amount of work in the form of measurements etc. There remain then only the growth type and the coloured spot on the front of the style, which some few *arvensis* types possess.

CROSS IX:

Line 52 × *Line 1* (»non-spot» × »spot»);
ss(*KK*) × *SS*(*KK*).

• This crossing was effected in 1921. F_1 had the style spot. There was full dominance. F_2 segregated with complete regularity, as shown in Table 33.

TABLE 33.

biotypes	phenotypes	observed	calculated	ratio
S	with spot	99	99	3
ss	without spot	33	33	1
	total	132	132	4

This segregation is perfectly clear, and answers exactly to the segregation of the spot gene in *tricolor*.

CROSS X:

Type C (with style spot) $\times$ *Line 52* (without spot).

None of the types I have had under cultivation gave me more trouble than Type C, the crossings of which segregated in a manner hard to reconcile with the results of other crossings.

The origin and appearance of the two types crossed are noted in the foregoing, p. 6: Type C, though derived from a very mixed population, nevertheless behaved from the very first as an altogether constant type in morphological respects; it was, indeed, the most characteristically constant of all I have had under cultivation. It was also constant in having 17 chromosomes (see Fig. 16) and regular in reduction division. The crossing revealed the fact that it was, in reality, a heterozygote to begin with, and that it was possible to isolate from it types which behaved differently in genetic respects. From the original plant in Tysinge Moor, some seeds were collected in 1918, after natural pollination. As the offspring, when sown out in 1919, proved perfectly constant, and as the type was, moreover, decidedly self-pollinating, three different plants were crossed with *arvensis* Line 52, which was also constant in regard to morphological characters, and regularly 17 chromosomed (Fig. 17). The three plants of the spot type C were numbered V. 137, V. 139 and V. 142. To my surprise, it turned out that all F_1-plants were *without spot*, and that the segregation in F_2 seemed to proceed either according to the formula 9 non-spot : 7 spot, or 3 non-spot : 1 spot. »Non-spot» thus dominated over »spot». At the same time, however, it was found that in regard to all other spot types, Line 52 was recessive (cf. Cross IX).

The crossing of Type C $\times$ Line 52 was therefore repeated in 1923, but with the same result: F_1 was without spot, and F_2 segregated in the ratio of abt. 9 non-spot : 7 spot.

The diagram in Fig. 15 shows the crossings made with *arvensis* Line 52 and the C type. The result of these may be briefly summed up as follows:

1) Two different *arvensis* lines and five different *tricolor* lines, all *having the style spot*, gave, when crossed with *arvensis* Line 52, an F_1 with style spot and in F_2 segregation in the ratio of 3 spot : 1 non-spot (see Tables 33, 66 and 85). The F_2 of Line 368 $\times$ Line 52, however, has not yet been sown out.

2) Two different crosses of *arvensis Type C* (with style spot) with *arvensis Line 52* (without spot) and one with *tricolor, hortensis* (non-spot) made in four different years, all gave F_1 without spot, while F_2

segregated, some 9 non-spot : 7 spot, others 3 non-spot : 1 spot (see Tables 36—39 and p. 113).

3) A cross between Type C and Line 3, in which both the initial

Fig. 15. Diagram showing various crossings with *Type C* and *Line 52*. (The parent types are drawn largest. The small circles and squares show whether F_1 had spot or not, thus indicating the dominance. Roman figures show the number of the cross when here considered. Arabic numerals attached to the F_1 signs denote the segregation values for F_2).

types had the style spot, gave all F_1 as well as all F_2-plants with style spot.

The only possible explanation covering all these features is to suppose that:

1) The spot gene found in Type C is not identical with S or with S_1 or with any other spot gene to be found in the other types crossed with Line 52. It may be called S_2.

2) Both Line 52 and *tricolor, hortensis* V. 260 possess two inhibiting genes with specific effect in regard to S_2 but not with regard to any of the other spot genes. These 2 genes, which must both be present in order to suppress S_2, may be called H and I. Line 52 on the other hand, possesses no spot gene, and is therefore s_2s_2HHII.

3) Type C is homozygotic S_2S_2hh and therefore constant as regards the style spot. In respect of the other inhibiting gene, the type was originally heterozygotic,

V. 137 being S_2S_2hhII,
V. 139 » S_2S_2hhii, and
V. 142 » S_2S_2hhIi.

On crossing with Line 52, then, we obtained the F_1 types S_2s_2HhII and S_2s_2HhIi (in the case of V. 142, F_1 was a mixed population consisting of both these types). Owing to the presence of H and I, the spot is lacking in both these F_1 types.

S_2s_2HhIi will then segregate in the ratio of 43 non-spot ($HI + s_2s_2$) : 21 spot ($S_2hI + S_2Hi + S_2hi$). This differs somewhat from 9 : 7, which would give 36 : 28.

S_2s_2HhII will segregate in the ratio of 13 non-spot ($HI + s_2s_2$) : 3 spot (S_2hI). This lies in the vicinity of 3 : 1 (= 12 : 4).

As chromosome irregularities were found in the hybrid, these may well be supposed to be responsible for the expected proportions being here camouflaged as 9 : 7 and 3 : 1. If, occasionally, a chromosome with one of the inhibiting genes for the style spot should be detached, this would in itself give too many F_2-plants with spot. It has been found that elimination of chromosomes in the F_1 of this cross not infrequently occurs.

During the years 1921—25, I had, as will be seen from Tables 34 and 35, 226 F_2-plants of this cross under cultivation, and all these were without style spot. Tables 36—39 show the segregation in the different F_2. As will be seen, they are astonishingly like 3 : 1 and 9 : 7 segregations, but they are nevertheless calculated according to the ratios of 13 : 3 and 43 : 21.

V. 390 in Table 38 shows particularly marked divergence, but the total number is small, and the chromosome disturbance may have been particularly great in the mother plant. There is in any case no question

of a 13 : 3 segregation. In Table 36, and half of 38, it must be a 13 : 3 segregation, in Tables 37 and 39 and half of 38, on the other hand, a 43 : 21 segregation.

TABLE 34. »*Spot*» × »*non-spot*», F_1.

sowing	cross	number of F_1-plants
V. 270	V. 137 × L. 52	25
V. 271	V. 139 × L. 52	70
V. 701	V. 637—2 × L. 52	14
V. 702	V. 637—3 × L. 52	6
V. 858	V. 669—1 × L. 52	39
	total	154

TABLE 35. »*Non-spot*» × »*spot*», F_1.

sowing	cross	number of F_1-plants
V. 233	L. 52 × V. 142	28
V. 699	L. 52 × V. 637—2	13
V. 857	L. 52 × V. 669	31
	total	72

TABLE 36. *V. 137 × Line 52*, F_2. $S_2S_2hhIi \times s_2s_2HHII$. (*Sown from 5* F_1-*plants.*)

biotypes	style spot	ob-served	calcul-ated	ra-tio
ss + HI ...	without	75	87,8	13
ShhI	with	33	20,2	3
	total	108	108	16

TABLE 37. *V. 139 × Line 52*, F_2. $S_2S_2hhii \times s_2s_2HHII$. (*Sown from 5* F_1-*plants.*)

biotypes	style spot	ob-served	calcul-ated	ra-tio
ss + HI......	without	55	63,8	43
$S\begin{Bmatrix}hhI\\Iii\end{Bmatrix}+hhii$	with	40	31,2	21
	total	95	95	64

TABLE 38. *Line 52 × V. 142*, F_2: $s_2s_2HHII \times S_2S_2hhIi$. (*Sown from 7* F_1-*plants.*)

style spot	V. 390	V. 394	V. 397	total	calcul-ated	ratio	V. 391	V. 392	V. 393	V. 395	total	calcul-ated	ratio
without	7	63	53	116	133	43	17	27	22	92	158	182	13
with	14	49	33	82	65	21	7	11	9	39	66	42	3
total	21	112	86	198	198	64	24	38	31	131	224	224	16

The most important test of the correctness of the theory, however, is the behaviour of F_3. Table 40 shows: 1) the segregation values which can occur in F_3 (the two uppermost lines) and 2) the number of F_2-plants which will exhibit these segregation results both in the offspring

TABLE 39. *V. 637 (= V. 142 self-pollinated) × Line 52 and reciprocally, F_2. $S_2S_2hhii \times s_2s_2HHII$.*

no. of F_1-plant	V. 699—1	calculated	V. 701—1	calculated	V. 702—1	calculated	total	calculated	ratio
no. of sowing	V. 853		V. 854		V. 855				
without spot	299	327,2	305	370,2	74	87,3	678	784,8	43
with spot	188	159,8	246	180,8	56	42,7	490	383,2	21
total	487	487	551	551	130	130	1168	1168	64

TABLE 40. *Types of segregation expected in F_3.*

ratio of segregation in F_3	without spot / with spot	all / —	43 / 21	9 / 7	13 / 3	3 / 1	1 / 3	— / all	total
number of F_2 individuals showing this segregation	from Cross S_2s_2HhIi	19	8	4	8	4	14	7	64
	from Cross S_2s_2HHIi	7	—	—	4	2	2	1	16

TABLE 41. *F_3 of Line 52 × V. 142.*

origin		F_1: S_2s_2HhIi						S_2s_2HHIi	unknown
	F_2	V. 390—1 without sp.	V. 390—3 without sp.	V. 394—1 without sp.	V. 390—4 without sp.	V. 390—2 with sp.	V. 394—2 with sp.	V. 393—1 without sp.	V. 396—1 with sp.
sowing		V. 623	V. 625	V. 628	V. 626	V. 624	V. 629	V. 627	V. 630
F_3	without spot	84	157	158	227	40	34	123	—
	with spot	—	—	—	64	108	55	—	150
total		84	157	158	291	148	89	123	150
supposed F_2-type		—	—	—	*SsHHIi*	*Sshhii*	*SsHHii*	—	*SS....*

from 43 : 21 (third line) and in offspring from the 13 : 3 segregation (fourth line). As will be seen, we should then, theoretically, be able to find among the F_3-sowings, numerous different segregation values; owing to chromosome irregularities, however, we cannot expect to find 43 : 21 easily distinguishable from 9 : 7, while 13 : 3 again will not be easily distinguishable from 3 : 1. There is, however, one particular segregation type which will be easily distinguished from all the

TABLE 42. *F_2 of all the crosses Type C × Line 52 calculated to allow for an H-gene elimination of abt. 29 %, viz.* $n = 1{,}4$.

type of segregation	style spot	observed	calculated for n = 1,4	modified type of segregation
43 : 21	without	849	849,7	58,2
	with	612	611,3	41,8
	total	1461	1461	100
13 : 3	without	223	222,3	69,0
	with	99	99,7	31,0
	total	322	322	100

TABLE 43. *Type of growth, F_2, V. 853—V. 855.*

main stem	observed	calculated	ratio
prostrate-ascending	871	876	3
totally upright	297	292	1
total	1168	1168	4

rest, and that is the ratio of 3 spot : 1 non-spot; and it is, moreover, an altogether peculiar state of things, to find the recessive type from an F_2 not constant, but apparently in F_3 again segregating the dominant one. This type of segregation should indeed, among the offspring of the 43 : 21 segregation, be found in 14 out of 64 F_3-sowings, and twice as frequently as the constant spot type. As shown in Table 41, we found in reality among 6 selected F_2-plants, 1 or possibly 2 segregating in the ratio of 3 spot to 1 without. All the F_3-segregations originated from the cross 52 × 142 (Table 38). The selection of these particular plants for the F_2 was not by any means designed to elucidate the spot segregation, which was then taken to be an ordinary 9 : 7, but I was indeed surprised to find V. 624 and V. 629 segregating plants without spot (Table 41). The segregation of V. 624 was very clear, whereas the spot in the V. 629 plants was often faint and indistinct; possibly one inhibiting gene may have been present here. In the offspring of V. 626, it should be noted, the spot individuals were also rather faintly marked.

As already mentioned, it must be assumed that there is an occasional elimination of one chromosome with an inhibiting gene, e. g. *H*, which would result in an increase in the number of spot plants. This

would give a deviation from the expected figures, 43 : 21. It is possible to calculate how many H genes must be eliminated in order that the expected segregations, 43 : 21 and 13 : 3, may answer to the values actually found; and, if the theory be correct, it must also be assumed that the elimination percentage in both kinds of segregation will prove to be the same.

The calculation is based on the following argument: If, from a pollen mother cell, there be eliminated a chromosome with an H gene, there will at the same time be one gamete more *without* the H gene (i. e. with h). If there be eliminated so many chromosomes with the H gene that only 1/n of the original number remain, then also the number of gametes with h will be increased by $\frac{n-1}{n}$. If the ratio of $H : h$ were originally 1 : 1, it will now be:

$$H:h = \frac{1}{n} : \left(1 + \frac{n \div 1}{n}\right) = \frac{1}{n} : \frac{2n \div 1}{n} = \frac{1}{2n \div 1}.$$

We find that the value $n = 1,4$ satisfies the requirements of the segregations.

For on inserting these values in the arrangement of genes we obtain:

for segregation 43 : 21:

$$\frac{\textit{non-spot}}{\textit{spot}} = \frac{16n^2 + 36n \div 9}{48n^2 \div 36n + 9} = \frac{73,26}{52,68} = \frac{1,39}{1} = \frac{58,2\ \%}{41,8\ \%};$$

and for the segregation 13 : 3:

$$\frac{\textit{non-spot}}{\textit{spot}} = \frac{4n^2 + 12n \div 3}{12n^2 \div 12n + 3} = \frac{21,64}{9,72} = \frac{2,23}{1} = \frac{69,0\ \%}{31,0\ \%}.$$

In Table 42, all F_2-segregations of Type C × Line 52 are added together, and the theoretically calculated values for $n = 1,4$ noted. As will be seen, the *average* value for gene elimination is the same in both kinds of segregation. The figures, indeed, agree *surprisingly* well, and this is perhaps to some slight extent a coincidence; for, as will be seen from Tables 36—39, the different sowings varied somewhat in the segregation results. Altogether, we must doubtless reckon with some such variation, when chromosome elimination takes place. These eliminations evidently do not proceed with mathematical exactitude, as the state of nourishment of the pollen mother cells will to a certain extent affect the more or less regular course of the division.

The value $n = 1,4$ indicates that the gene H only remains in $\frac{1}{1.4}$ of

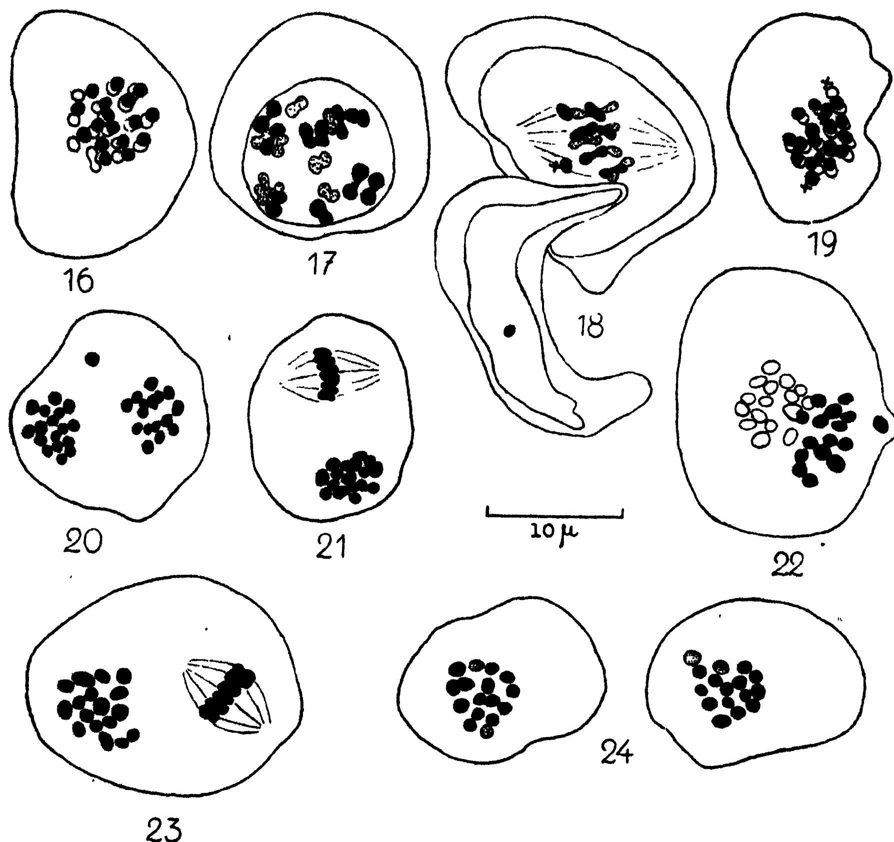
the pollen mother cells; i. e. it is eliminated out in abt. 29 % of the pollen mother cells, which again is equivalent to the detachment of 1 chromosome in every third to fourth pollen mother cell. Such detachments of chromosomes do take place, but the investigation of the F_1-types is very difficult, as the chromosomes are not easy to stain, presumably owing to the poor state of nourishment of the pollen mother cells.

It is a rather unique and peculiar feature, that so slight a marking as the style spot in *V. tricolor* and *arvensis* should be dependent on the co-operation of so many different genes — we must assume that there are at least 3 distinct spot genes (possibly allelomorphous), 1 complementary gene for one of these (S) and 2 specific complementary inhibiting genes for another of them (S_2). KRISTOFFERSON, in his researches, only discovered one out of the six.

In regard to *type of growth* also, segregation was found. Type C was upright, and Line 2 prostrate, the tips of the stem, however, ascending. F_1 was ascending. In F_2 only V. 853—855 were counted. It was not altogether easy to distinguish the types, but reckoning »upright» as including only plants whose main axis was as upright as Type C (Fig. 3 D in KRISTOFFERSON 1923) and not those with main stem only ascending like that of F_1, the ratio then found was 3 prostrate-ascending : 1 entirely upright, as shown in Table 43. Presumably, there can be no question of more than 1 of the genes for prostrate stem affecting the segregation.

The most interesting feature in the crossing of type C × Line 52, however, was that of some rather rare *aberrations* in regard to colour of the flowers. As a rule, the F_2-plants, like the parent types and F_1, had yellowish-white flowers, and the flowers themselves were small; there were, however, in F_2 some few aberrants which had coloured flowers, or large flowers, or both. In these, the colour in F_2 was as a rule restricted to a *velutina* spot of more or less extent towards the tip of the upper petals. These types did not occur in any definite numerical proportion; it looked, indeed, rather like a case of mutations. In the next generation, they did not segregate in any definite proportion, though it was possible gradually to isolate from them new types, constant in regard to the morphological characters, often with magnificent velvety colouring on the upper petals (Pl. II, Figs. 3 and 4). And here it must be borne in mind that none of the initial types have

segregated such types by self-pollination during the seven years I have had them under cultivation. They remained altogether constant in every respect. In the first year in which I had F_2 of this cross under



Figs. 16—24. The cytological features in the cross *arvensis, Type C* × *Line 52* (× 1800). (het. = heterotypic; hom. = homotypic). — Fig. *16:* Type C, heterotypic metaphase, 17 bivalents; — *17:* Line 52, diakinesis, 17 gemini; Fig. 18—21: *Type C* × *Line 52* F_1: *18:* two pollen mother cells, one very irregular in form, the other in het. metaphase, 1 univalent is shown (×); — *19:* het. metaphase in polar view with $15_{II} + 4_{I}$; — *20:* hom. metaphase (17 + abt. 16 + 1 chromosomes); — *21:* hom. metaphase, no chromosomes eliminated. n = 17. — *22:* V. 628—1 (*velutina* aberrant), het. anaphase, 2 × 16 chromosomes; — *23:* V. 628—3 (*non-velutina*), hom. metaphase, n = 17; *24:* Offspring of V. 628—1 (*velutina* aberrant), het. anaphase, 2n = 32 (the lighter chromosomes presumably univalent).

cultivation, I did not make any record as to the number of aberrants in regard to size and colour of flowers, but I selected some of the aberrant types for self-pollination. The cytological investigations,

again, were unsuccessful during the first years, mainly owing to the fact that it was hard to stain the sections in such a manner as to show what took place both in F_1 and later generations. I could see, however, that there were occasionally isolated chromosomes in the plasm of the pollen mother cells. HEIDENHAIN'S hæmatoxylin method was the best, but most of the pollen mother cells remained dark, and could not be differentiated. The DELAFIELD method proved altogether unsuitable. For these types, the iodine gentian violet staining proved better, though still not good. Furthermore, the pollen sacs in some of the types were so short that there were not more than about 4 pollen mother cells in each. The result of the cytological investigation was as follows:

1) A number of the pollen mother cells were very irregular in shape. They were very deficient in plasm, and appeared to become gradually absorbed in some way or other (Fig. 18).

2) In F_1 there was not complete binding between the 17 chromosomes from the different parents. At times there would be only 15 bivalent + 4 univalent or slightly paired (Fig. 19).

3) Irregularities in the binding lead to the occasional elimination of a chromosome (Fig. 20). It is presumably as a rule the chromosome which is the bearer of the inhibiting gene H for the style spot, (p. 45) though it may on rare occasions be the chromosome bearing the modifying gene M_3 mentioned under *tricolor*, p. 13. In most cases, however, no elimination of chromosomes takes place (Fig. 21).

4) One of the handsomest and most peculiar aberrants, entirely constant in respect of morphological characters, is V. 773, the flower of which is shown in Pl. II, Fig. 3. This has only 16 chromosomes haploid ($2n = 32$). I counted 14 bivalent and 4 univalent in the heterotypical anaphase (Fig. 24). The pollen mother cells are not particularly well nourished, but there does not appear to be any further chromosome elimination in this type.

There can, then, hardly be any doubt that the occurrence of these highly aberrant types is due to elimination of chromosomes with inhibiting or modifying genes, which are so abundant in *Viola*. The types must then be regarded as *aberrants* (WINGE 1924, p. 256) and not as mutants. They correspond, indeed, really to the aberrants found by WINGE in *Triticum*, as we have here likewise the *loss* of a chromosome; in contrast to *Triticum*, however, we may in *Viola* also find the type lacking two chromosomes in the somatic number. In *Datura* (BLAKESLEE 1922), *Nicotiana* (R. E. CLAUSEN and GOODSPEED 1924),

and in *Oenothera* (BOEDIJN 1925), on the other hand, the aberrants have one chromosome *more* than the type.

Tables 44—47 show the segregations in which these types, presumably all aberrants, occurred. Unfortunately, there are no figures from the original F_2. In the large F_2, Tables 39 and 44, on the other hand, I have counted the number of aberrant types which occurred, as was done with F_3 and F_4 of the first crosses. Here, they were in many cases far more frequent than in F_2. From table 44 it appears:



Fig. 25. Upper row: *arvensis*, Line 52 and *arvensis*, Type C; lower row: aberrants from the cross between these (see explanation in text).

1) that the number of aberrant types in proportion to the normal ones fluctuates somewhat in the different sowings (no Mendelian proportion);

2) that the aberrants include comparatively many *with* the style spot. (It is possible that one of the inhibiting genes for the spot is located in the same chromosome as M_3.)

Table 45 gives the results of 7 F_3-sowings, of which 4 were from normal plants M_3M_3LLWW. Of these, two (V. 623 and V. 625) yielded no aberrants, while two others (V. 624 and V. 626) produced a number of aberrants with faint velvety spot just at the tip of the upper petals. The velvety spot was not present in all the flowers of these plants,

which were presumably of the formula M_3m_3. In V. 624, among the 139 normals in flower colouring, there were 11 with spurs on the side petals (»pelories») as found also in the crossings of *arvensis* × *tricolor*. Presumably, these 11 had lost another chromosome.

V. 628 and V. 629 were derived from plants of V. 394, which had a small velvety spot on the upper petals, and was thus presumably M_3m_3. In these two sowings, there were a number of plants with very large velvety spot, answering thus far to . . $M_2m_3m_3$ in the *tricolor* crossings. Half the specimens had a velvet spot of more or less extent, and there was great variation in the size of the spot itself, some individuals (heterozygotes) having only a very faint indication of it in some of the flowers. Whether *all* the heterozygotes exhibited the velvet spot is therefore perhaps open to question. In V. 628, there was also segregation in regard to *size* of the flowers, and there were 52 plants with large flowers, i. e. with the petals larger than the sepals. Table 46 shows this special segregation. All the plants had larger flowers than those of *arvensis*. It was characteristic that most of the plants, which had upper petals almost entirely velvety (i. e. presumably . . $M_2m_3m_3$-plants), also had large flowers. The photo in Fig. 25 shows in the upper row the parent types, from left to right, Line 52 and Type C respectively. In the lower row are shown 5 types from V. 628. On the extreme left is an intermediate, yellowish-white type. A plant such as this. V. 628—3 had $n = 17$ and was fairly normal in its divisions (Fig. 23) whereas the two farthest to the right were from V. 628—1 which, as will be seen, had a very large velvet spot; this type has only 16 chromosomes (Fig. 22). No. 3 from the left has only a faint indication of velvet spot on one petal, and is presumably M_3m_3. V. 628—1 yielded in F_4 only 5 plants, but they were altogether alike: large-flowered and decidedly *velutina*. Fig. 3, Pl. II was painted from one of these very plants. Fig. 24, in the text, shows the heterotypical anaphase of an F_4-plant $2n = 32$. In F_5, on the other hand, I had 50 plants all resembling the previous generation. A peculiar feature is the pronounced seasonal modification of the flower colouring. In the early summer of 1925 all the 50 plants had magnificent velvety purple petals as shown in the figures, but in July, which was very dry and hot, the velvet disappeared entirely, so that the plants were exactly like *arvensis* in regard to colouring. In September, the colour reappeared in all the plants. It is evidently the *L* and *W* genes which thus cause the plants to lose their colouring altogether in midsummer. Another F_4-sowing was raised from V. 628—2, likewise a large-flowered type with large

velvety purple spot. There were only 9 plants in this sowing, but all entirely resembled the mother plant. A third F_3-plant was V. 628—3

Aberrants in the Crosses Type C × Line 52.

TABLE 44. *Aberrants in F_2 of V. 637 × Line 52.*

biotypes	flower colour	style spot	V. 853	V. 854	V. 855	total	
$M_3M_3(LLWW)$	yellowish white (normals)	without	289	304	73	666	1130
		with	176	237	51	464	
$M_3m_3 + (m_3m_3)$	upper petals ± *velutina (aberrants)*	without	10	1	1	12	38
		with	12	9	5	26	
		total	487	551	130	1168	—

TABLE 45. *Aberrants in F_3 of Line 52 × V. 142.*

biotypes	F_2-sowing	V. 390				V. 394		V. 396
	F_2-plant	normal	normal	normal	normal	faint velvety	faint velvety	with large velvety spot
	F_3-sowing	V. 623	V. 624	V. 625	V. 626	V. 628	V. 629	V. 630
M_3M_3	yellowish white (normals)	84	139	157	250	79	44	7
$M_3m_3 + m_3m_3$	± *velutina* (aberrants)	—	9	—	41	79	45	143
	total	84	148	157	291	158	89	150

TABLE 46. *V. 628 (F_3): size and colour of flowers.*

flower colour		flower size	number of plants
yellowish white		intermediate	62
		large	17
velutina	small velvety spot	intermediate	37
		large	12
	large velvety spot	intermediate	7
		large	23
		total	158

TABLE 47. *V. 627 (F_3): flower colour.*

supposed formula		flower colour	number of plants
M_3M_3ll	WW	yellow. white	82
	Ww	pale violet	28
	ww	violet	13
		total	123

which was intermediate, with yellowish-white flowers, *non-velutina*. It had n = 17 (Fig. 23). F_4 from this consisted of 19 plants, all with rather small flowers, yellowish white.

The seventh F_3-sowing, V. 630, from Table 45, was from an F_2-plant with large velvet spot on the upper petals. It was perhaps m_3m_3, as the seven plants without velvety spot in F_3 are undoubtedly due to phenotypical modification.

An aberrant of an altogether different type was a plant of V. 393. Its petals were not velvety, but pale violet or mauve, and the flowers, moreover, were extremely small. It was from this plant that the F_3-sowing V. 627 was produced. Table 47 shows the segregation for flower colouring in this sowing. All plants in F_3 had very small flowers. Reduction division took place at a very early stage, the pollen sacs were extremely small, with only 3 to 4 pollen mother cells, these being in an unusually poor condition of nourishment and therefore very difficult to stain. Despite oft-repeated attempts, it was found impossible to determine the chromosome number. The F_2-plant V. 393—1 must presumably have been of the formula M_3M_3llWw, as there were no yellow in F_3 and no *velutina*. The L gene must thus have been lost both in the pollen mother cell and in the egg cell, from which this plant was first raised, and in addition, the W gene must have been eliminated in one of them. (Generally, it is not easy to discover when an L gene is eliminated in an *arvensis*, as the effect of the W gene covers both yellow and violet colouring.) The count must only be regarded as an *attempt* at distinguishing the three types segregated one from another. In point of fact they partly overlapped. Most distinct was the violet type, which should presumably be constant. And this it undoubtedly was. Three self-pollinated violet plants yielded 8, 3 and 8 F_4-plants respectively, all with small, violet flowers. This type is shown in Pl. II, Fig. 4. These plants are very far from prolific, giving only two to three seeds in each capsule.

Finally, in V. 395, a large-flowered, yellowish white F_2-plant was observed. This must have discarded an inhibiting gene for size of flowers, but not for colour. I had no F_3 from this plant. It does not seem then, as if it were always the same aberration which takes place.

Theoretically, it is very interesting to find two different *arvensis* varieties, geographically only about ten kilometres distant, so specifically unlike that their chromosomes cannot all conjugate, and crossing of two such varieties can, by aberration, produce new types with new characters and a lower chromosome number. This seems rather to

hint that species-formation may perhaps occasionally take place in this manner, since we have, in many genera, species with aberrant chromosome number, 1 above or 1 below the cardinal numbers. *V. arvensis* itself has an aberrant chromosome number of this sort, 1 lower than 18, which is found in a very closely related species *V. Kitaibeliana* ROEM. et SCHULT. It is not impossible, however, that Type C may, by previous crossing with *tricolor*, have exchanged some of its original chromosomes for others belonging to *tricolor*; this would explain the incomplete conjugation between the chromosomes of Type C and the chromosomes of Line 52.

Two of JORDAN'S species, *V. segetalis* JORD. and *V. gracilescens* JORD. (JORDAN 1846, Pl. I B and Pl. II B) seem to be *arvensis* types which have lost the M_3 gene, like the aberrants just mentioned. It is very probable that they may have been formed by a similar process. — *V. arvensis* subsp. *curtisepala* WITTR. from Gothland (WITTROCK 1897, p. 87, tab. XII, Fig. 201) agrees even more closely with my Pl. II, Fig. 3. The one might be a copy of the other. It would be interesting to ascertain whether this Gothland type also has 16 chromosomes. The *V. arvensis* var. *gotlandica* WITTR., shown in WITTROCK'S Pl. X, Figs. 149—50, also corresponds to aberrants arising in the *arvensis* crossing, though they *may* also be types segregated by crossing with *tricolor*. According to WITTROCK, it would seem that the *velutina* type must be rather widely distributed in Gothland.

V. CROSSINGS BETWEEN V. ARVENSIS AND TRICOLOR.

My first crossings of *arvensis* with *tricolor* were made in 1919; unfortunately however, I had used for these a type of *arvensis* and a type of *tricolor* which were not constant in caryological respects, having several unpaired chromosomes, and consequently, very irregular divisions. In regard to morphological characters, however, the *arvensis* type in question was perfectly constant, and the *tricolor* type also constant in essentials. Either one or the other of these was used in most of the crossings, which were thus rendered useless. In many of these cases, F_1 was highly polymorphous, while reciprocal crossings also in two cases gave different results. The F_1-plants of the same cross also gave, after self-pollination, widely dissimilar segregations in F_2. I had therefore only one cross left, made between plants which had proved constant after self-pollination, and also, on cytological investigation, exhibited entire regularity in divisions, the *tricolor* line having 13 and

the *arvensis* 17 chromosomes, all bivalent. This was a cross between *tricolor*, *typica* Line 3 and *arvensis*, *typica* Line 52. Unfortunately, I obtained only 4 F_1-plants of this cross. They stood in the Botanical Gardens, in flower pots, and were therefore not particularly strongly developed. Inter alia, I did not succeed in fixing the buds at suitable stages from more than one plant, and this, as it happened, afterwards turned out to be one differing widely from the ordinary F_1-plants in heterotypical division, with doubling of some of the chromosomes, as already described in a preliminary statement (CLAUSEN 1924). This plant, and its offspring, will be dealt with in the next chapter.

The hybrid plants are especially fertile. No essential reduction of the degree of fertility is apparent after crossing, though we find, for instance, the pollen mother cells evidently extremely ill nourished. The fertility is perhaps connected with the high degree of polymery in these two *Viola* species. The genes of vital importance have presumably been reduplicated so many times that it requires a great number of individuals to segregate sterile or lethal types.

A number of types were carried further to F_4, and some to F_5, together with cytological investigations.

With a view, however, to obtaining more material for cytological investigation of F_1, and larger F_2-segregations, as well as an analysis of the genes for colouring in *arvensis*, I made, in 1923, some crossings of *arvensis* Line 52 with 5 different *tricolor* types, which I had tested in the meantime for constancy in regard to morphological characters, and which were also constant in having 13 bivalent chromosomes with regular divisions. The 5 *tricolor* types were: 1) *tricolor*, *typica* (*violacea*), Line 504, 2) *tricolor*, *alba* Line 320, 3) *tricolor*, *lutea* Line 511, 4) *tricolor*, *maritima*, *rosea*, Line 322 and 5) *tricolor*, *hortensis*, *velutina 3*, Line 519. The four last were the same which had been thoroughly analysed by diallel crossing, so that we have in reality a diallel crossing between five different types: 1 *arvensis* and 4 different *tricolor*. The 5 different F_1 of the species cross were cytologically investigated, and in 1925 carried further to F_2. In these different investigations it was found that *arvensis* contains at any rate the following genes (partly described under *tricolor*, p. 12—14):

A_1, A_2 and A_3, the three fundamental genes for violet and red, R, the reaction gene which changes the red to violet, probably both R_1 and R_2. Furthermore, M_1, M_2 and M_3, the three modifying genes for *velutina*, and L, the gene for bright yellow lower petal. All these genes

can be found in both species. There are, however, also some peculiar to *arvensis*, viz. the following:

W, a »bleaching» gene, which inhibits the violet and the bright yellow, turning them yellowish white, the former with a mauve border.

B, an inhibiting gene for the labellum under the stigma. *V. tricolor* has a labellum under the stigma (Fig. 134, p. 130). In *arvensis*, this is inhibited by a gene leaving only a slight indication of the labellum (Fig. 132). *V. arvensis* is *BB*, *tricolor bb*.

F is an inhibiting gene for size of the flowers. Even though there may be size genes with positive effect, it is nevertheless evidently, as KRISTOFFERSON points out (1923), an inhibiting gene which mainly determines the segregation results. *V. arvensis* is *FF*, and therefore small-flowered, whereas *tricolor* is *ff*. The *F*-gene affects more particularly the proportion between size of petals and size of sepals, and should thus rather be regarded as an inhibiting gene for the petals alone.

V. tricolor may possibly have one (or more) genes with positive effect in the direction of enlarging all parts of the flower. This gene I will call *G*.

Summing up all this, the genetic formula for *arvensis*, Line 52 may be written as follows:

$$A_1A_1A_2A_2A_3A_3M_1M_1M_2M_2M_3M_3R_1R_1(R_2R_2)LLWWBBFFssHHIIP_1P_1p_2p_2$$

and presumably also *gg*. I have here also taken into consideration those genes whose existence has been demonstrated in *arvensis* × *arvensis* crosses, mentioned in the previous chapter; *arvensis* evidently contains a greater number of dominant genes than *tricolor*.

Besides these, we have also, in segregations of *arvensis* × *tricolor*, to reckon with a great number of genes which are very difficult to work with, partly because their effect is subject to modification to such an extraordinary degree, and partly because they would require very detailed measurements, which could not be carried out together with all the other investigations. We have for instance segregations in regard to *shape of the petals*, narrow or broad; *upper petals* erect or spread; *leaf characters*: shape, size, colour, etc.; *growth type*: erect or prostrate stem, marked ramification at the surface of the soil or not (the *cæspitosa* character as in the *maritima* variety); branched or non-branched *honey streak*, and many other characters. There are also, in very small numbers, some types lying entirely outside the ordinary *Viola* in appearance, and possibly due to aberration, as the loss of a chromosome bearing one or another gene in respect of which all *Viola* are *otherwise* homozygotic. It is here a question of the occurrence of

altogether new characters, not previously existing. Thus for instance the type »petaloid», shown in Fig. 27, Nos. 2 and 3 and Pl. II, Figs. 21 and 22. The two lateral sepals here become coloured, and petaloid. Another peculiar type has spurs not only on the lower petal but also on the lateral petals and at times also the upper petals; this type I have called »peloric». It is shown in Fig. 27, Nos. 7 and 8, and Pl. II, Figs. 23 and 24. When the lateral petals become spur-bearing, they assume an entirely different direction from the usual, pointing downwards as shown in Pl. II, Fig. 23. These two last types are recessive, but



Fig. 26. Normal flowers in F_2 of the species cross XIII (explanation in text).

are modified to an extraordinary degree, especially the heterozygotes, so that it is impossible to make any positively certain enumeration.

A third new type even more unpleasant to operate with is a *sterile* or at least semi-sterile type Fig. 58, p. 89 and 104, p. 114. It is low and densely bushy, with altogether aberrant leaves, generally entire, very stiff and fleshy. Often it does not flower at all, though some plants may at times produce a few flowers, but the quantity of pollen is extremely small, and numerous self-pollinations have to be made before a few seeds can be obtained.

The occurrence of these new types with entirely new characters

differing from all other *Viola* types, is a phenomenon which recalls LOTSY'S *Antirrhinum* crosses (LOTSY 1916), and HERIBERT-NILSSON'S extravagant types in *Salix* crosses (HERIBERT-NILSSON 1918). In this connection it may be mentioned that there have also been segregated double *Viola* types which were cultivated in gardens during the eighteenth century and after. The stamina in these are entirely or partially transformed into petals, and there are sometimes also surplus petals.

The photos in Figs. 26—28 give a view of some of the types produced in F_2. Fig. 26 shows normal flowers, unfortunately the difference in colour cannot be seen. There are three horizontal rows of



Fig. 27. Aberrant flowers in F_2 of species cross XIII: broad petals, petaloid, *velutina* and peloric types (see text).

flowers, the top row large flowered, the middle row intermediate and the bottom row small-flowered. In each row, the colours from left to right are: yellowish white, pale violet, violet and bright yellow. Fig. 27 shows special types. Nos. 1 and 2 in the upper row are flowers with broad petals (none of the initial plants in this case had such); Nos. 3 and 4 are two petaloid types, Nos. 5 and 6 (lower row) are *velutina*; No. 7 is both peloric and petaloid, and has five spur-bearing petaloid leaves in the flower, of which 2 are transformed sepals. No. 8 shows a peloric in side view, showing the spur on the lateral petal. Fig. 28 shows various types of stipules in F_2; in the upper row the pinnate, *arvensis*-like stipules, in the lower row the palmate, *tricolor*-like. On the extreme left are the most typically

arvensis- and *tricolor*-like forms; there is also, however, a great variety of types with foliaceous end lobe on the stipule both in the one row and the other.

We have here, then, highly complicated segregations; the gene differences between the two species are many, and the combinations numerous. In counting, I used an arrangement of some 150—300 different headings, according to the character of the segregation. The characters considered were size of flowers, colour of flowers, labellum, style spot and the extravagant types; petaloid, peloric and sterile. In



Fig. 28. Different types of stipules in F_2 of species cross XI (see text).

order to get a general view of the whole, however, it is necessary here to consider each of these things separately. The position is further complicated by gene eliminations and other disturbances, presumably connected with chromosome irregularities, elimination of univalent chromosomes, doubling of univalent chromosomes and the like. In order to get a clear view of the genes it was necessary to include later generations, F_3 and F_4, in which some of the irregularities disappear.

Only in the case of the first cross, *tricolor*, Line 3 × *arvensis*, Line 52 had I these later generations, though I have several F_2-segregations. The diagram Fig. 103 on p. 103 gives a survey of the crosses in question; the signs used being the same as those in Fig. 17, p. 41.

By means of these crossings with different types, it was possible to analyse *arvensis* as to its content of genes affecting flower colouring, and to some extent also of other genes determining the species characters employed in classification. To simplify this, I will first give a survey of the cytological conditions in F_1, and then proceed to deal with F_2, F_3 and F_4 of Cross XI, both cytologically and genetically, which will give such an idea of the segregation that the other crosses will become understood without having recourse to F_3.

CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF F_1.

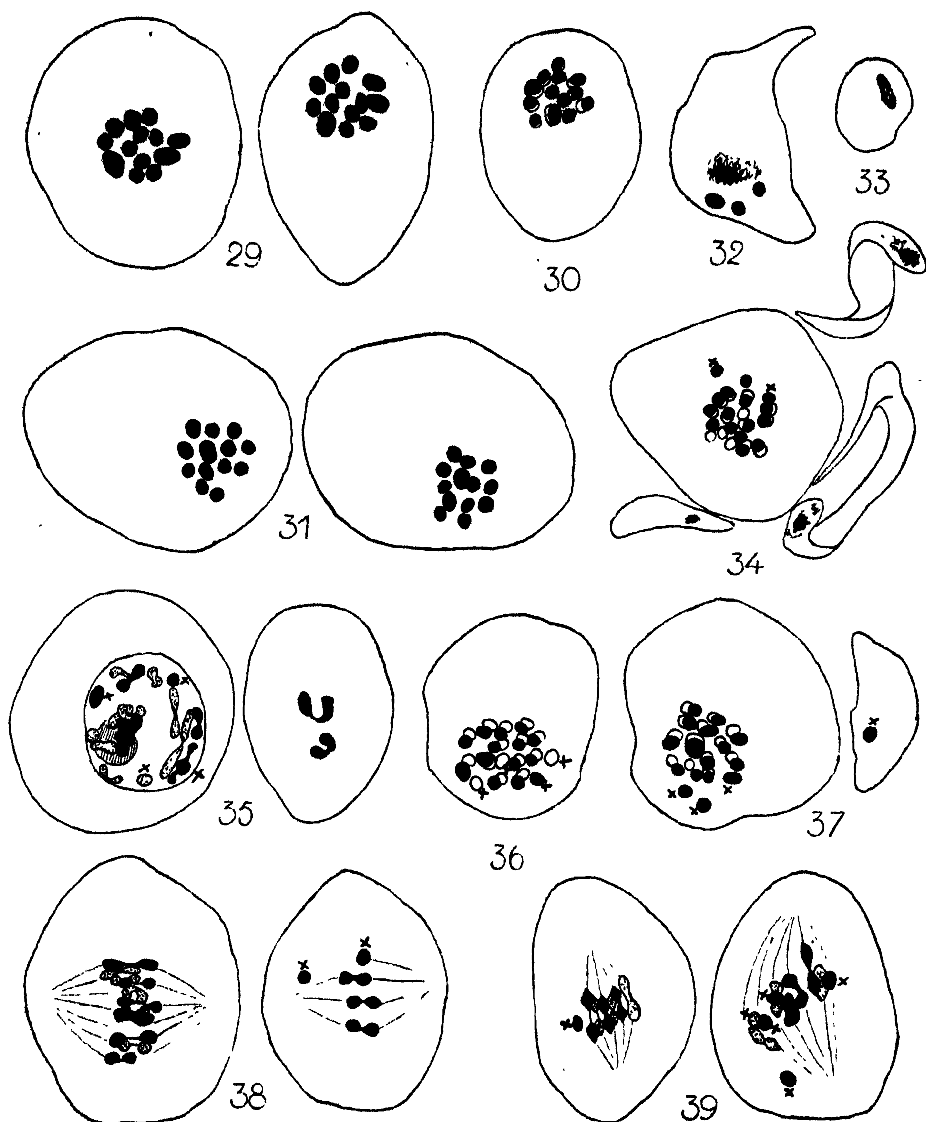
As I have previously stated (1921 and 1922) *V. tricolor* has 13, and *V. arvensis* 17 haploid chromosomes. As no irregularities occur in the types here employed, all *tricolor* gametes must have 13, and all *arvensis* gametes 17 chromosomes. Figs. 29—31 show the reduction division in *tricolor*; Figs. 16 and 17, p. 48 showing the same for *arvensis*. In both cases, there are one or two fairly large chromosomes, but as all possible intermediate sizes are found, down to the smaller ones, it is difficult to operate with the differences in size. Moreover, the chromosomes are not always quite spherical, the large ones at any rate being often an irregularly rounded tetrahedron, and the same chromosome, viewed from different sides, will often appear somewhat different in size. The pollen mother cells of the pure species can be stained without difficulty both by DELAFIELD's and by HEIDENHAIN's hæmatoxylin. The cells in the same pollen sac are as a rule in the same stage. In the very transitory stages the cells at the tip of the pollen sac can at times be somewhat more advanced than those at the base. Good stages for counting are the heterotypical metaphase and the homotypical metaphase. The diakinesis is less suited to this purpose, though it does not present any particular difficulty in the pure species.

The F_1 of the species cross is often very difficult to deal with cytologically. It is far less susceptible to staining than the initial types. Many of the pollen mother cells will, with the HEIDENHAIN method, turn an inky black, and cannot be differentiated at all. It works best when a small slice has been cut from the outside of the cell; it seems as if the stain could then more easily make its way out again. Apart from this, HEIDENHAIN's iron alum hæmatoxylin gives good results in the F_1. DELAFIELD's method, on the other hand, is less recommendable; the cytoplasm holds the stain too much, and the differentiation gives too slight a contrast to permit the tracing of the individual chromosomes. Another peculiarity often found in the hybrids

is that the pollen mother cells are not in the same stage of division. In some of the crosses, I have found, in the same pollen sac, diakinesis, heterotypic and homotypic stages and tetrads, all indiscriminately mingled.

There is often considerable difference between the pollen mother cells in point of size. The difference in size is doubtless due in most cases to the different contraction of the pollen mother cells on fixation, for in preparations fixed by the ZENCHER method, the pollen mother cells in one and the same pollen sac are always uniform in size, though the plasma on the other hand is in many cases very open in structure. Such plasma-deficient pollen mother cells will, when fixed by CARNOY'S fluid, contract very much. In the larger pollen mother cells, the divisions take place with greater regularity and accuracy than in the small ones, and they are also better for staining purposes. There can hardly be any doubt that it is the state of nourishment which makes the difference. There is evidently considerable disturbance in the physiology of the hybrids. We find many different types of these degenerate pollen mother cells, which often nevertheless make an attempt at division. They can be more or less crescent-shaped in transverse section (Fig. 32), more rarely assuming odd shapes such as in Fig. 34, where they look rather more like leeches than anything else. At times they are distinguished only by their small size, being altogether dwarfish (Fig. 33). These abnormal pollen mother cells have to a great extent disappeared in the homotypic division, or only very faint traces of them will remain. Possibly they may be used as nutrition cells for the larger pollen mother cells, which are perhaps largely dependent on this for the power of completing their divisions. The pollen mother cells are not equally ill nourished in all flowers. This is evidently connected with the fact that the state of nourishment is not the same in all portions of the plant. In normal plants, this is of but slight importance; here, however, where the equilibrium is already upset, and we approach the limit of possibility for the pollen mother cells receiving sufficient nourishment at all to complete their divisions, it is more noticeable when one or another of the flowers, owing to its more favourable position, receives more nourishment than another.

There is no particularly great irregularity discernible in the tapetum, though the layer may often be rather thin. At times it juts out into the pollen mother sac with partitions, and the pollen mother cells thus more or less enclosed are as a rule larger and more regular in their divisions than others.



Figs. 29—52. *Reduction division in F_1 of the species crosses;* the Roman figures refer to the cross nos. in Fig. 103, p. 103. (× 1800). (het. = heterotypic; hom. = homotypic; PMC. = pollen mother cells). Fig. *29: tricolor, violacea,* Line 3: het. anaphase, 13 + 13 chromosomes; *30: tricolor, violacea,* Line 504; het. metaphase, 13 bivalents; *31: tricolor, hortensis,* Line 519: het. anaphase, 13 + 13 chromos. *32—33:* XV; deformed and poorly nourished PMC. *34—35:* XIV; Fig. *34* shows a PMC. surrounded by three strangely deformed, degenerate PMC., Fig. *35* the diakinesis (× denotes univalent chromosomes); *36:* XV; het. metaphase in polar view, $13_{II} + 4_{I}$ (×); *37:* XVII; het. metaphase in polar view, $13_{II} + 4_{I}$; *38:* XIV; het. metaphase in side view, $14_{II} + 2_{I}$ (?); *39:* XV; het. metaphase in side view, $12_{II} + 6_{I}$.

On the whole, the *Viola* crosses are, owing to technical difficulties, hardly well suited to the purpose of cytological investigations. There is, however, regarding this a great deal of difference, according to which initial types are chosen. Some of these crosses show more pronounced cytological disturbances than others.

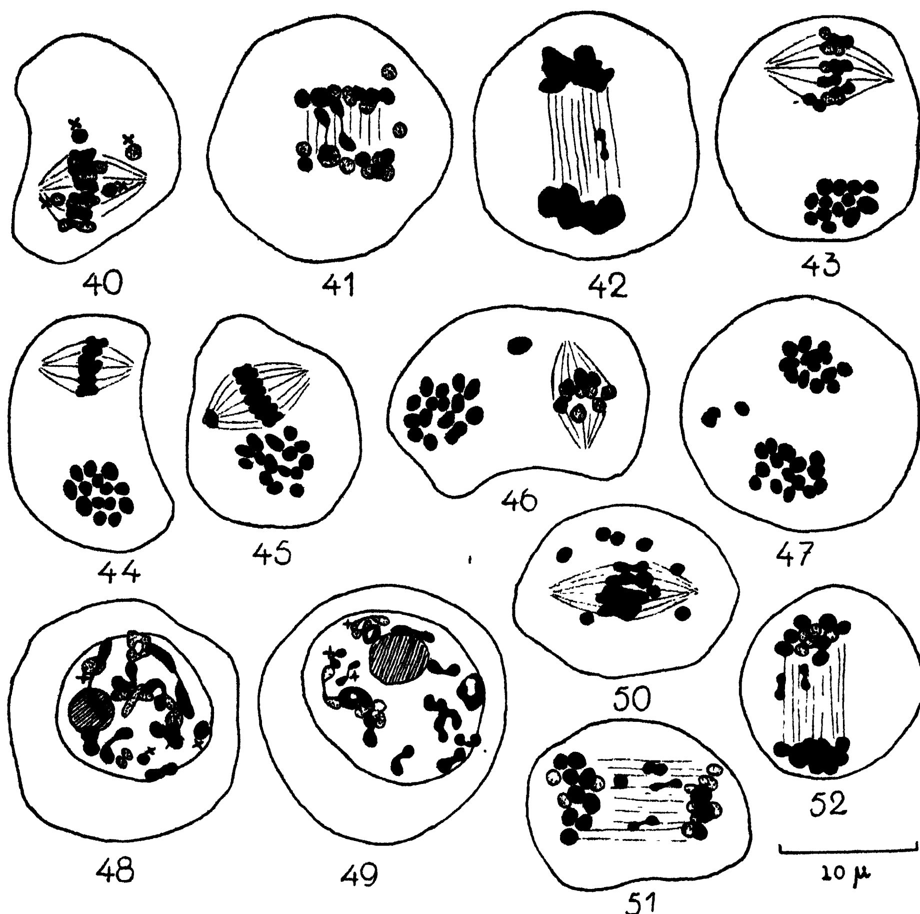
As a rule, the conjugation proceeds on the whole according to the *Drosera* type (ROSENBERG 1904, 1909), generally forming 13 bivalent and 4 univalent chromosomes. There can hardly be any doubt that it is all the 13 *tricolor* chromosomes which unite with 13 *arvensis* chromosomes. We do not, however, find the 13 bivalent chromosomes constant in all crosses. V. 209—3 of Cross XI for instance, had a far smaller number of bivalents. As to how far there may, on the other hand, occasionally be 14 bivalents, I cannot say for certain. Some of the views obtained, especially in Crosses XIV and XV, seem to point in this direction, but it is not always easy to trace the partners, as the chromosomes themselves are not particularly large, and do not always keep pace well in their disjunction. I regret that a somewhat premature statement on my part (CLAUSEN 1922) should have given KIHARA 1924, p. 135) occasion to establish a *Viola* type. This should be superseded by a *Papaver* type, the most closely detailed case of *autosyndesis* on record (LJUNGDAHL 1924). COLLINS and MANN (1923) have also found autosyndesis in *Crepis setosa* × *biennis*. *Viola* can hardly be said to have any strictly defined type, since a host of different things can take place in its reduction division.

Figs. 35, 48 and 49 show *diakineses* of F_1. It is never easy to make decisive counts in this stage, owing to the large number of doubtful points. In Fig. 35 there are doubtless abt. 12 bivalents (gemini) and 6 univalents. In Fig. 49, showing *maritima* × *arvensis* F_1, the univalents are evidently already cleft in the diakinesis.

In the *heterotypic metaphase*, the univalent chromosomes have not always managed to enter the equatorial plane. At a somewhat later state, therefore, they lie as a rule on the outside, the bivalents being in the middle of the plate (cf. TÄCKHOLM 1922). In the incipient anaphase, the univalents arrange themselves on the equatorial plane, while the bivalents are already on their way towards the poles. The number of bivalents and univalents is, as already mentioned, somewhat different in F_1 of the different crosses, but the general rule is that there are 13 bivalents (see Figs. 36—40 and 50).

In the *heterotypic anaphase*, the univalents distribute themselves to the two poles (Fig. 41). In many cases, however, there will be one,

or more rarely two, of the univalents left, lying so long in the division plane that it — or they — cannot enter any of the daughter nuclei.



Figs. 29—52. *(Continued.)* Fig. *40:* XVII; het. metaphase in side view, 4 univalents; *41:* XIII, het. anaphase in side view; *42:* XIII; het. telophase, one univalent chromosome in division; Fig. *43—47: homotypic metaphase: 43:* n = 13, no detached chromosomes (XIII); *44:* XV, n = 14, no detachment; *45—46:* XV, n = 15, one chromosome detached; *47:* XV, n = 15 (+ 13?), 2 chromosomes detached; Fig. *48—52: Cross XVI (arvensis × maritima); 48—49:* diakinesis, in the latter some univalent chromosomes have already divided (these are marked ×); *50:* het. metaphase in side view, 8 univalents are shown; *51:* het. anaphase, 3 univalents dividing; *52:* het. anaphase. 2 univalents dividing.

At times, one or two of the univalents may split, one half going to each of the two daughter nuclei, as shown in Fig. 42. This occurs more especially in some of the crosses, e. g. XVI (*arvensis* × *maritima*)

where there are many univalents. (Fig. 51—52). It is a phenomenon answering to the increase in chromosome number, but in this case only affecting *some few* chromosomes.

In the *homotypic metaphase*, the distribution of the chromosomes to the gametes has taken place. As far as can be seen, there are no more chromosomes detached in the homotypic anaphase, and all the chromosomes split, both bivalent and univalent. In the homotypic metaphase then, we can read the chromosome number of the gametes, and, the sum of the chromosomes in a pollen mother cell being 30, we can to a certain extent read the chromosome numbers of 2 gametes, if only we can count one of the two homotypic nuclear plates with certainty, and determine how many chromosomes lie free in the plasm (detached). It is not easy, however, to make such counts, as the divisions are so irregular, and the plasm is as a rule very dark in colour. On the other hand, it is easy to see whether there are chromosomes lying in the plasm or not. A count of this kind was made in Cross XV (*arvensis* × *tricolor, lutea*) and partly also in Cross XIII (*arvensis* × *tricolor, violacea*); in the latter, however, the pollen mother cells after staining were very dark, and the degree of certainty not so great. The result is shown in Table 48. In the first cross, one or more chromosomes had been detached in abt. 53 % of the pollen mother cells, in the latter in abt. 66 %. It must be presumed that the chromosomes embedded in the plasm were univalent, i. e. only once present in the pollen mother cell. Table 49 shows the number of chromosomes found in the homotypic metaphases, partly by direct enumeration, partly by indirectly calculating the number for the

TABLE 48. *Number of chromosomes eliminated per pollen mother cell.*

number of chromosomes eliminated		0	1	2	3	total number of P. M. C.
number of P. M. C.	cross XIII	7	7	1	—	15
	cross XV	12	17	6	1	36

nuclear plate belonging to the one counted as far as this could be done. Allowing for the detached chromosomes, and the uncertainty attaching more particularly to the *indirect* method of counting, there is no reason why the univalent chromosomes should not distribute at random to the two poles. Figs. 43—47 show homotypic metaphases.

The *tetrads* are fairly regular, though we do find now and then

TABLE 49. *Number of chromosomes in homotypic nuclear plates of Cross XV.*

number of chromosomes		13	14	15	16
number of nuclear plates	direct enumeration	1	5	5	1
	indirect calculation	1	6	2	1
	total	2	11	7	2

a little dwarf pollen presumably formed from a couple of eliminated chromosomes. Otherwise, the pollen in F_1 has not the appearance of being sterile, practically all the pollen being normal to the eye.

The divisions in the pollen mother cells of *V. tricolor* × *arvensis* F_1 proceed then more or less after the *Drosera* type, albeit with some modifications; the number of gemini formed varies somewhat according to the nature of the parent types used for the crossing, and occasionally one or more univalent chromosomes may divide in the heterotypic metaphase. Finally, there may often be one or more univalent chromosomes eliminated, but this phenomenon is also known from *Drosera*. There does not appear to be any fixed rule for the progress of the divisions, though there is a *tendency* to such regularity. Even in one and the same flower, and one and the same pollen sac, there may be a difference in the mode of division between the different pollen mother cells. LJUNGDAHL (1922) also finds that division in *Papaver* hybrids does not always proceed according to the same plan, and this will presumably hold good of most interspecific hybrids.

The present *Viola* hybrid is then, for once, also a *fertile* bastard, though following the *Drosera* type; otherwise, most hybrids of this type have hitherto been sterile. Possibly, the phenomena of sterility in general may not after all be due to definite irregularities in reduction division.

In addition to the classical example (ROSENBERG 1904) the *Drosera* type has been found in some more or less apogamous *Hieracium* species, and some of OSTENFELD's *Hieracium* crosses (ROSENBERG 1917), in a race of *Ananas sativus* (HEILBORN 1921), in *Rosa chinensis sempervirens* (TÄCKHOLM 1922), a *Callitriche* hybrid and a *Lamium* hybrid (JÖRGENSEN 1923). A very similar type of division, where at any rate the final genetic result must be the same, is the *Triticum* type (KIHARA 1919) where the univalents split in the heterotypic division but not in the homotypic, in which they are distri-

buted at random to the tetrad nuclei. The only difference in the two types seems to be, that in the *Drosera* type only *two* different kinds of gametes are produced from one pollen mother cell, whereas in *Triticum*, there is the possibility of *four* being formed; the gamete potential for an entire plant, however, remains the same, provided there be no difference in the number of univalent chromosomes eliminated. The *Triticum* type has been described, as regards *Triticum* by KIHARA (1919 and 1924), SAX (1922) and WATKINS (1924). In the apomictic *Rosa* hybrids (TÄCKHOLM 1920 and 1922, BLACKBURN and HARRISON 1921) division also takes place according to the *Triticum* scheme. To this class belong also some *Nicotiana* hybrids (GOODSPEED 1923).

With regard to the morphological segregation in *V. tricolor* × *arvensis* we may expect to find fairly regular Mendelian segregations in respect of the genes associated with the 13 bivalent chromosomes and partial elimination of genes possibly associated with the univalent chromosome or chromosomes which are frequently detached. If univalent chromosomes distributed at random are the bearers of genes with morphologically differentiating effect, we must expect something approaching Mendelian segregation in respect of such genes.

CROSS XI:

V. tricolor, violacea × *V. arvensis*;

Line 3 × Line 52;

llwwSSbbff × *LLWWssBBFF*;

both parent types were $AAM_1M_1M_2M_2M_3M_3RR$.

This crossing was only carried out in the direction indicated. Of F_1 I had, as already mentioned, only 4 plants in flower pots in the Botanical Gardens. There was no difference discernible between the four plants. All were of intermediate appearance, though mostly resembling *arvensis*. KRISTOFFERSON (1923) has described F_1 between *tricolor* and *arvensis*; nevertheless I give here a tabular survey of the characters in the parents and in F_1 (Table 50). The colour of the flowers in early summer was pale mauve, as in Fig. 7, Pl. II, but at midsummer yellowish white as in *arvensis*. At this season it would perhaps be somewhat difficult to distinguish the hybrids from certain types of *arvensis*. The F_1-plants were on the average stronger than the parent types. Fig. 53 (p. 68) gives the pedigree for Cross XI. The numbers with V. are sowings. Reference will be made to these in the

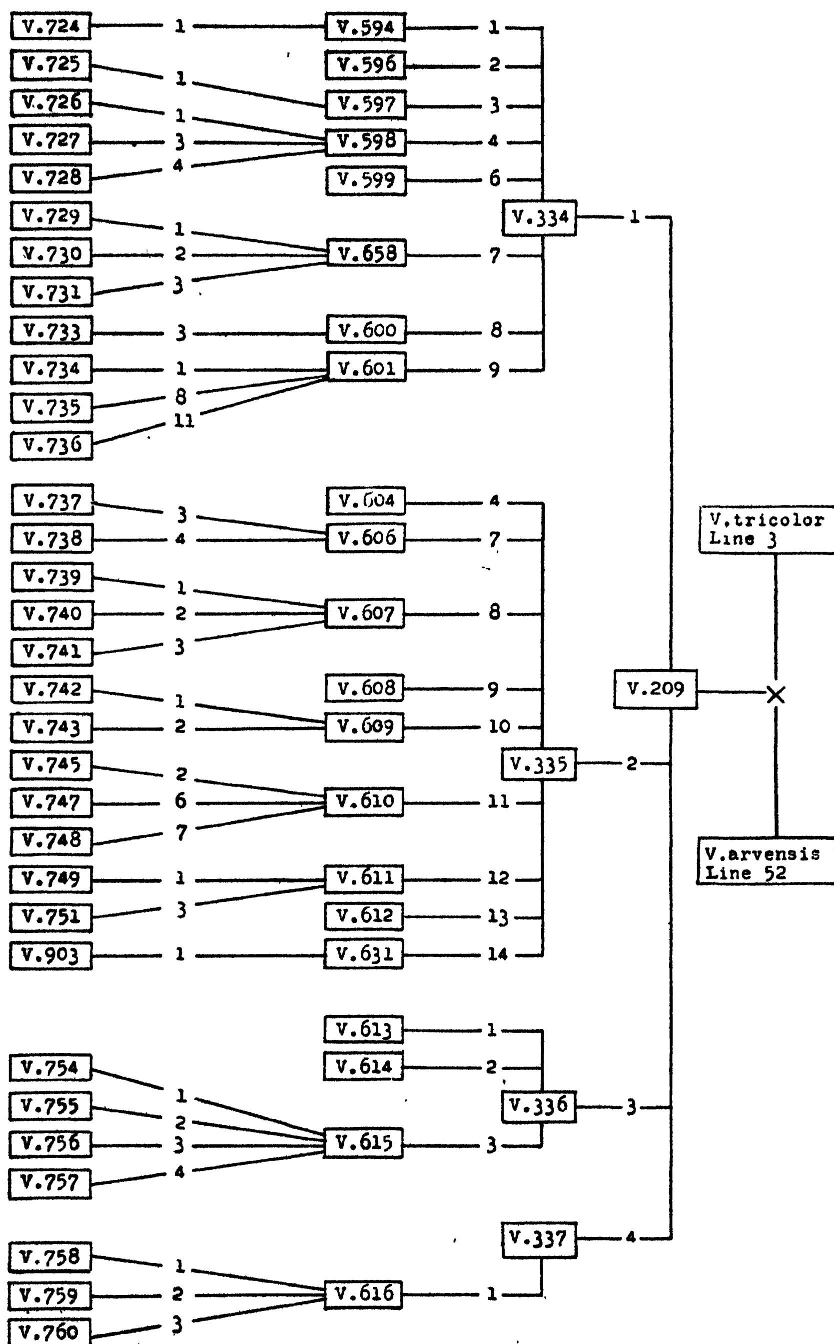


Fig. 53. Pedigree of the inter-specific Cross XI.

TABLE 50.

organ (character)	*V. tricolor*	*V. arvensis*	F_1
size of petals	twice as long as sepals	shorter than sepals	length equal to sepals
colouring of petals	violet	yellowish white	pale mauve to yellowish white
labellum	with labellum	without labellum	without or with very small labellum
style spot	with spot	without spot	with spot
pollen grains	4 germination pores	5 or 6 germination pores	approximately equal numbers of 5-pored and 4-pored pollen grains

following, and the pedigree can then be read from Fig. 53. V. 209—3, for instance, denotes plant No. 3 of sowing no. 209. This plant in particular showed only very slight conjugation between the *tricolor* and *arvensis* chromosomes, and from this are descended the types with increased chromosome number (J. CLAUSEN 1924). Its offspring must therefore be separately dealt with.

a) SEGREGATION OF THE FLOWER COLOURING.

F_1 showed that the bleaching gene W from *arvensis* was dominant, but that there was nevertheless a considerable seasonal modification. In F_2 there were found, firstly, *violet* types (resembling *tricolor* in point of colour but varying somewhat in intensity) further, *bright yellow*, exactly as *tricolor, lutea* in point of colouring, and finally *pale violet*, ranging in colour from the well known heterozygotes *Ll* in many different shades to the *yellowish white* of *arvensis.* I have endeavoured to separate the yellowish white from the pale violet, but the segregations in F_3 showed that this was impossible. The phenotypical variation was so great that the types overlapped. It was possible, on the other hand, to distinguish with a fair degree of certainty the homozygotic violet and bright yellow, with no bleaching gene (*llww* and *LLww*). Both proved constant in F_3 as regards flower colouring. Neither violet nor bright yellow could segregate yellowish white, whereas yellowish white (+ pale violet) could segregate both violet and bright yellow. Finally, there were a fair number

of pale violet, which segregated exactly as the pale violet in the *tricolor* crosses.

The various facts are most naturally explained by assuming, firstly, that the genes *Ll* contribute to the result, and also that *arvensis* further possesses a bleaching gene *W*, which renders *LL* entirely yellowish white, *ll* a very pale violet (only older flowers somewhat violet) and *Ll* pale mauve to yellowish white. The segregation of these two genes is shown in Table 52. Normally, the proportion between the types should be as follows:

Violet	1	(*llww*)
Bright yellow	1	(*LLww*)
Pale violet + pale mauve + yellowish white	14	(*Llww* + *W*)
Total	16	

KRISTOFFERSON (1923, p. 263) in the first place entirely disregards the bright yellow *LL* and, furthermore, evidently takes *Ll* and *ll* indiscriminately as one, believing that violet, red and blue types can be distinguished among these. In the violet *homozygotes* it is possible *occasionally* to distinguish some more or less reddish types, owing perhaps to the presence, in some, of two *R* genes as against one in others, but I have never myself observed really red-flowered plants save in Cross XVI: *arvensis* × *maritima*, *rosea*, and even then not in anything like the proportions given by KRISTOFFERSON. I maintain that it is completely impossible to distinguish reddish and violet from each other among the *heterozygotes*. The dominant type itself however, is, owing to gene elimination, poorly represented in F_2 and it is doubtless this which has misled KRISTOFFERSON.

The figures actually found for segregation in F_2 will be seen from Table 51. These figures approach very nearly to the ratio for monohybrid segregation: 1 violet : 2 pale violet : 1 bright yellow; for since we here find 28 *llww* and 23 *LLww*, there must presumably among the 63 pale violet + yellowish white be abt. 28 + 23 = 51 pale violet *Llww*. There remain then only 12 individuals with the bleaching gene *W*. There should have been $^3/_4$ of 114, or 85,5. There must, then, have been a powerful elimination of *W* genes from the gametes. If the elimination be of equal extent in pollen and eggs, then it will take 4 *gametes* with the *W* gene to form 3 *W* individuals, as there will among these in such case be 1 *WW* and 2 *Ww*. The 12 individuals therefore represent only 16 *W* gametes, whereas there were originally 114 gametes with the *W* gene; i. e. abt. 86 % have been eliminated. The *W*

TABLE 51. *Colouring of flowers, F_2.*

biotypes	phenotypes	V. 334	V. 335	V. 337	total	calculated		V. 336
						free combination	n = 4	
Llww + W	pale violet + yell: white	26	32	5	63	99,8	77,6	25
llww.........	violet	7	18	3	28	7,1	18,2	10
LLww......	yellow	6	16	1	23	7,1	18,2	2
	total	39	66	9	114	114	114	37
$M_8m_8+m_8m_8$	*velutina* aberrants	1	1		2			2

TABLE 52. *Arrangement of genes for segregation of flower colouring in F_2 (for n = 4, i. e. 60 % elimination of W).*

♀ \ ♂	1 *LW*	1 *lW*	4 *Lw*	4 *lw*
1 *LW*	1 *LLWW*	1 *LlWW*	4 *LLWw*	4 *LlWw*
1 *lW*	1 *LlWW*	1 *llWW*	4 *LlWw*	4 *llWw*
4 *Lw*	4 *LLWw*	4 *LlWw*	16 *LLww*	16 *Llww*
4 *lw*	4 *LlWw*	4 *llWw*	16 *Llww*	16 *llww*

TABLE 53. *Mode of segregation in F_3 for 17 pale violet F_2-plants.*

F_2-plants	F_3-sowings		
biotypes	mode of segregation	*number of sowings* calculated (upon 17)	observed (upon 8)
Llww...	pale violet + violet + yellow	8	4
LlWw..	yellowish white + pale violet + violet + yellow	4	1
llWw...	yellowish white + pale violet + violet	2	2
LLWw.	yellowish white + yellow	2	1
.. *WW*..	yellowish white (constant)	1	-
	total	17	8

gene must therefore be taken as attached to one of the univalent *arvensis* chromosomes; and as one chromosome at least is eliminated in abt. 53—66 % of the pollen mother cells of F_2, it is natural

to suppose that the chromosome eliminated is preferably that to which the W gene is attached. The elimination in Cross XI is somewhat too great, but in the first place, there is a very small number of individuals, and also, the elimination of 1 chromosome in abt. 66 % of the pollen mother cells was observed in an entirely different cross, where the chromosome elimination may be supposed to have been less than here. The higher figures in the other crosses and back crosses show an elimination of the W gene fluctuating between abt. 60—65 %. I have therefore, in calculating the theoretical values for segregation in respect of flower colouring, reckoned with a 60 % elimination of the W gene. The gametes from which W is eliminated thus become w gametes, so that the relation between the gametes, which was originally $\frac{1}{1}$, becomes

$$\frac{W}{w} = \frac{0.4}{1.6} = \frac{1}{4}.$$

Inserting these values in Table 52, we find the following relative values for the segregated types:

violet	4	(*llww*)
bright yellow	4	(*LLww*)
pale violet + pale mauve + yellowish white	17	(*Llww* + *W*)
	Total 25	

All the F_2 were calculated on the basis of these figures, and the segregation then shows whether there is an essential increase or an essential decrease in the elimination. As the actual elimination of the chromosomes evidently does not proceed regularly, but is subject to considerable fluctuations, it is misleading to calculate the elimination value to within af few units %. The value obtained from any individual segregation is very largely an average, and I do not consider that it can be stated with a higher degree of accuracy than as lying between 50 and 70 %.

Table 53 shows how the 17 pale violet to yellowish-white plants should segregate in F_3, provided that there has been a 60 % elimination of the W gene. In the last column I have noted the number of sowings which actually segregated in this way. It is particularly striking that so many sowings should segregate according to the formula *Llww*. Without elimination, it should be only 1/7th of the total pale violet + yellowish white plants, whereas here, we have nearly half. Similarly, there should be very few constant yellowish white

— and we see, that not a single one was found among 8 F_2-plants. The figures actually found really agree very well with the calculated values, but the total number of sowings is of course rather small.

Finally, all bright yellow and all violet should be constant in F_3. This also proved to be the case, thus showing that it is possible to distinguish these homozygotes with a fair degree of certainty. The only difficulty is in distinguishing between *LLww* and *LLWw* plants, but there are twice as many of the former as of the latter. There were at any rate no *LLWw* plants among 4 bright yellow F_2-plants.

Tables 54—60 give a view of the segregation in regard to flower colouring in F_3 and F_4. The pedigree can be seen from Fig. 53, p. 68 and the chromosome numbers from Table 72, p. 96.

Segregation of Type Llww (Table 54). The proportion between the figures for the three segregated types agrees as well as could be expected with the calculated values, considering that the reduction division is still rather irregular. The segregation is precisely like F_2 of *tricolor, violacea* × *tricolor, lutea*, Cross I.

Segregation LlWw (= F_1). (Table 55). The table shows the segregation of V. 335—8. It gives the same types as in F_2. There was very little elimination of chromosomes in V. 335—8 and we should thus have expected the 46 individuals in V. 607 to distribute in the ratio of 40 : 3 : 3. There are too many bright yellow. It is possible that the determination of the bright yellow was not altogether certain. This sowing gave small flowers, and it is a matter of experience that the determination of flower colouring is more difficult in small-flowered than in large-flowered individuals. I know for certain that V. 335—8 did contain the *W* gene. An F_3-plant of this, V. 607—2, was homozygotic *LLWW*, which was shown by the fact that in V. 740, all plants, totalling 70, were constant yellowish-white-flowered, exactly, as in *arvensis* (Pl. II, Fig. 14).

Segregation of Type llWw (Table 56). A characteristic feature of this segregation is that it does not produce yellow flowers. In segregations of this type there are fairly even transitions from yellowish white with a faint mauve tinge, to dark violet. The *W* gene is evidently not capable of suppressing the violet altogether unless the *L* gene be twice present. Individual plants showed considerable variation in the strength of the violet colouring, and it was difficult to fix any limits between the groups. In V. 743, I attempted to divide them into 4 types, which have now been reduced for the sake of convenience in comparison, to 3; hence the marked deviation in the ratio for this sowing.

Cross XI. Segregation of flower colouring in F_3 and F_4.

TABLE 54. *Segregation of Llww-plants.*

generation	the mother plant no.	the mother plant phenotype	no. of sowing	number of violet *ll*	number of pale violet *Ll*	number of yellow *LL*	total
F_3	334—7	yellowish white	V. 658	12	36	23	71
	334—8	yellowish white	V. 600	12	31	16	59
	335—9	yellowish white, violet edged	V. 608	36	82	37	155
	335—13	pale violet	V. 612	19	44	19	82
F_4	658—1	yellowish white, mauve tinged	V. 729	13	23	13	49
	658—2		V. 730	13	24	17	54
	658—3		V. 731	8	22	10	40
			total	113	262	135	510
			calculated	127,5	255	127,5	510
			ratio	1	2	1	4

TABLE 55. *Segregation of LlWw-type.*

generation	the mother plant no.	the mother plant phenotype	no. of sowing	number of yellowish white + pale violet *Llww* + *W*	number of violet *llww*	number of yellow *LLww*	total
F_3	335—8	pale violet	V. 607	31	5	10	46
F_4	607—2	yellowish white	V. 740	70 (all yellowish white)	—	—	70

TABLE 56. *Segregation of llWw-plants.*

generation	the mother plant no.	the mother plant phenotype	no. of sowing	number of yellowish white, mauve bordered *WW*	number of light violet *Ww*	number of violet *ww*	total
F_3	334—1	mauve	V. 594—595	13	17	14	44
	335—10	light violet	V. 609	23	45	26	94
F_4	594—1	faint mauve	V. 724	14	24	21	59
	609—2	violet edged	V. 743	36	26	9	71

TABLE 57. *Segregation of one LLWw-plant in F_3.*

the mother plant		no. of sowing	number of		total
no.	phenotype		yellowish white *W*	yellow *ww*	
334—2	yellowish white, faint mauve tinged	V. 596	16	33	49

TABLE 58. *llww-plants (constant).*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of violet
	no.	phenotype		
F_3	334— 3	violet	V. 597	36
	334 — 9	violet	V. 601	87
	335—14	violet	V. 631	8
	337— 1	violet	V. 616	30
F_4	607— 3	violet	V. 741	23

F_4 from constant F_3 sowings:

no. of sowing	number of plants
V. 725	18 violet
V. 734	69 dark violet
V. 735	29 light violet
V. 736	37 violet
V. 903	24 violet
V. 758	24 violet
V. 759	100 violet
V. 760	99 violet

TABLE 59. *LLww-plants (constant).*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of yellow
	no.	phenotype		
F_3	334— 6	yellow	V. 599	143
	335— 7	yellow	V. 606	168
	335—11	yellow	V. 610	127
	335—12	yellow	V. 611	86
F_4	600— 3	yellow	V. 733	107

F_4 from constant F_3 sowings:

no. of sowing	number of plants
V. 737	68 yellow
V. 738	251 yellow
V. 745	16 yellow
V. 747	121 yellow
V. 748	81 yellow
V. 749	18 yellow
V. 751	54 yellow

In V. 609 again there were 43 plants not here included, as they were *velutina*, and the count was made in such a manner that they could not be included in any of the three groups in Table 56. Pl. II, Fig. 18 shows a flower of V. 743, the light violet type. One of the darkest violet flowers (which was also *velutina*) of V. 609 was sown out as V. 742 (Table 60). It was constant violet and *velutina*. Pl. II, Fig. 20 shows this type. The only information afforded by these segregations is, 1) that there are pale or light violet plants which do not segregate yellow, and 2) that we can, from such pale or light violet plants, isolate a constant dark violet type. Presumably, the intermediate type

here consists mainly of the heterozygotes *Ww*, the palest being mainly *WW* and the darkest *ww*. Among the offspring of V. 336—3 also there was segregation in regard to the *W* gene, see p. 125, Table 89.

Segregation of the type LLWw (Table 57). I had only one plant which might be supposed to answer to this formula, to wit, V. 334—2. It segregated only yellowish white and bright yellow. Both V. 334—2 itself, and some of the plants in V. 596, had however a faint mauve tinge on the upper petals, but this is fairly common among *LLww* plants, and at certain seasons also in *arvensis* itself (*LLWW*). I counted however twice as many bright yellow as yellowish white, though there was evidently no detachment of chromosomes. V. 334—2 had 13 bivalent and 1 univalent chromosomes (Fig. 60) and the divisions were very nice. As V. 334—2 was heterozygotic in respect of the *W* gene, and had also 1 univalent chromosome, this must presumably have been the *W* chromosome. We find here, then, the same thing as in most of the other segregations: that the numerical proportion between the types is very difficult to determine, as the types merge one into another. The decisive feature, however, is *what types* are segregated, and it is characteristic in this case that there was *no segregation of violet*. Possibly the »bright yellow» in table 57 may be *ww* and *Ww* together, as F_1 of *arvensis* × *tricolor, lutea* shows that the yellow in *LLWw* goes very far down on the lower petal (Pl. II, Fig. 11).

It will be seen from Tables 54, 55 and 57, that phenotypical »yellowish-white» plants may differ greatly in genotypical respects.

Constant violet-flowering plants llww (Table 58). All the violet-flowered plants yielded exclusively violet offspring. These include, not only those mentioned in Table 58, but also V. 742 in Table 60, V. 756, V. 869 and V. 870 of Table 86. Among the violet there are slight differences in the intensity of the colouring, presumably due to the effect of subordinate bleaching genes, e. g. in V. 601 and offspring of the same.

Constant yellow-flowering plants LLww (Table 59). All yellow flowering plants yielded exclusively yellow offspring, as shown in the table. Here also the intensity of the colouring may differ somewhat. In V. 610, for instance, the bright yellow extended right up into the lateral petals, leaving only the two upper petals yellowish white. Here, as in the violet types, there are apparently subordinate bleaching or inhibiting genes which produce these variations; possibly also it may be the subordinate *M* genes which have here and there disappeared, rendering the colour a little more intense.

Plate II shows some of the constant types, of violet for instance

V. 725 (Fig. 15), V. 735 (Fig. 17), V. 903 (Fig. 12) and V. 759 (Fig. 21). Of the bright yellow, I have reproduced V. 738 (Fig. 13), V. 748 (Figs. 16 and 24) and V. 749 (Fig. 22). The two last were of the sterile type.

Velutina aberrants. There were in F_2 in all 4 plants having velvety colouring on the upper petals, of which two were from the hyperchromosomatic sowing V. 336. As both *V. tricolor* and *V. arvensis* are homozygotic in respect of the modifying gene M_3, the occurrence of these must presumably be due to aberration, so that even though there should normally be conjugation between the 13 *tricolor* and 13 *arvensis* chromosomes, this may nevertheless have failed to take place occasionally, and one of the chromosomes in question, in this case the one with the M_3 gene, would then disappear. Possibly however, there may also be question of another modifying gene than those known from the *tricolor* crosses, as some of the velvety types produced in the specific crossing only have the tips of the upper petals velvety as shown in Pl. II, Figs. 19 and 26, as well as Fig. 27, p. 58. These are quite handsome and peculiar types; the petals are generally long and narrow, shaped approximately like hare's ears. I have never met such types as this growing wild. These types are, like the corresponding ones in *V. tricolor*, highly modifiable, especially because most of them also contain the bleaching gene *W*. The heterozygotes M_3m_3 can also often be seen to be slightly velvety.

Table 60 gives a survey of the sowings in which these *velutina* types occurred. Allowing for the complications arising from the phe-

TABLE 60. *Sowings with velutina aberrants.*

generation	the mother plant: no.	the mother plant: phenotype	no. of sowing	number of: non velutina	number of: velutina	total
F_3	334— 4	yellowish white-*velutina* (*Ww*)	V. 598	80	25	105
	334— 6	yellow, *non-velutina*	V. 599	140	3	143
	334— 9	violet, *non-velutina*	V. 601	63	24	87
	335—10	light violet, *non-velutina*	V. 609	94	43	137
F_4	598— 1	*Ww-velutina*	V. 726	3	90	93
	598— 3	yellow-*velutina*	V. 727	19	60	79
	598— 4	yellowish white-*velutina*	V. 728	1	54	55
	601— 1	violet, faint *velutina*	V. 734	14	55	69
	609— 1	violet, strongly *velutina*	V. 742	—	70	70
	609— 2	violet edged, *non-velutina*	V. 743	65	6	71

notypical modification of the velvety colouring, we can still distinguish between three different processes:

1) *Segregation from Mm plants*: V. 598, V. 601, V. 609 and possibly V. 727 and V. 734.

2) *Production of new Mm aberrants* from *non-velutina MM* plants: V. 599 and V. 743.

3) *Homozygotic velutina mm plants* which become phenotypically modified V. 598 (?), V. 726 and V. 742.

A flower of V. 726 is shown in Pl. II, Fig. 19; Fig. 20 shows a flower of V. 742.

It is worthy of note that most of these *velutina* types have the *W* gene. Out of 7 F_3-sowings, in which *velutina* plants occurred (here including offspring of V. 336) 5 were *W*, 1 *wwLL* and 1 *wwll*. The detachment of the *M* chromosome seems thus chiefly to take place in pollen mother cells and eggs in which the *W* chromosome is not detached. For *velutina* plants in the offspring of V. 336 see Table 90, p. 125.

It is interesting to note that types with altogether new characters can be produced by the elimination of genes in respect of which both the parent species were otherwise homozygotic. There is, however, hardly reason to assume that *V. tricolor. hortensis* should have arisen from crosses between *arvensis* and *tricolor*; for why should it otherwise have 13 chromosomes which conjugate with those of the ordinary wild *tricolor*? It is presumably a product of loss mutations. It might also be that the *velutina* in the specific crossing should be regarded as mutations; but it is remarkable then that they should occur in such relative frequency just after crossing. In Cross X (*arvensis*, Type C × *arvensis*, Line 52) the production of *velutina* was itself accompanied by loss of chromosomes; and it is at any rate more natural to assume either loss of chromosomes or erroneous conjugations where these phenomena can error, than to suppose that mutations have taken place.

b) SEGREGATION IN REGARD TO SIZE OF PETALS.

KRISTOFFERSON (1923) has investigated the segregation in size of petals by measurements of the length of the petals in 147 F_2-individuals. The two curves for the parent species do not overlap; F_1 is, in point of size, far nearer *arvensis* than *tricolor*, and in F_2 we have a single summitted, oblique variation curve with summit nearest *arvensis*. I have not made measurements of my types, as time did not permit

the measuring of the great number of plants which I had under cultivation. I have, however, endeavoured to classify the types according to specific limitation in three groups:

1: *large-flowered* = all petals larger than the sepals.

2: *intermediate* = petals and sepals of like size.

3: *small-flowered* = all petals smaller than the sepals.

According to this, F_1 is intermediate, the upper petals being shorter than the upper sepal, while the lower petal is longer than the lower sepals. It is thus a certain relative *proportion* between the two organs which is used as the basis for distinction between them, but as the sèpals are far more constant in regard to size than the petals, we can nevertheless gain some information as to the segregation in this way. It would seem as if my *tricolor* lines had longer petals than KRISTOFFERSON'S. His *arvensis* type had upper petals 6 mm long, while his *tricolor* has 11 mm and his F_1 7 mm. In my Cross XIII, the corresponding figures are, *arvensis* 5 mm, *tricolor* 13 and in F_1 7 mm. It is noticeable that F_1 in point of size lies far nearer *arvensis* than to the corresponding *tricolor*. In F_2 also we find far more small-flowered and intermediate individuals of small size than large-flowered ones. Table 61 shows the segregation in F_2 of Cross XI. Though the figures in the different sowings are here but poorly in agreement, suggesting that this determination was quite an arbitrary one, and therefore uncertain, it nevertheless appears, in F_3, that all really large-flowered plants (i. e. with petals larger than the sepals) gave constant large-flowered offspring, whereas the intermediate and some of the small-flowered ones yielded both large- and small-flowered plants. This leads us to suppose that »large-flowered» is a recessive type, and that *arvensis* contains an inhibiting gene *F* for size of petals, as KRISTOFFERSON also supposes. It is also likely that there may further be one or more genes with positive effect for size; the inhibiting gene seems, however, to be superior to these in effect. This would correspond exactly to what was found by NILSSON-EHLE (1911) in regard to inheritance of internodal length in wheat.

Table 62 gives a survey of the different types in F_3 and F_4. Only in two sowings of related forms was the segregation clear enough to be expressed in Mendelian figures (V. 759 and V. 760). Probably however, the small-flowered ones were after all mainly *FF*, the intermediate mainly *Ff* and the large-flowered individuals *ff*. In sowing V. 600, there are only 6 intermediate and 53 large-flowered. This must presumably be taken to mean that the mother plant was *ff*, but

not particularly well supplied with »positive size genes». Where segregation takes place in respect of these, we may get some intermediate types. V. 735 seems to be a constant intermediate. Whether it is *ff* with but few »positive size genes», or *FF* with more such, is hard to say. The segregation in V. 759 and V. 760 looked likely enough, and the number of large-flowered here lies very close up to what we should expect theoretically, viz. $^1/_4$ of the total number.

TABLE 61. *Segregation regarding size of petals (size of flowers) in* F_2.

petals	V. 334	V. 335	V. 337	total	V. 336
small	28	22	3	53	9
intermediate	6	22	5	33	13
large	6	23	1	30	17
total	40	67	9	116	39

TABLE 62. *Segregation regarding size of petals in* F_3 *and* F_4.

generation	the mother plant		no. of sowing	number of			total
	no.	phenotype		small flowered	intermediate	large flowered	
F_3	334— 2	small flowered	V. 596	40	5	4	49
	334— 8	intermediate	V. 600	—	6	53	59
	334— 9	intermediate	V. 601	—	64	21	85
	335—11	intermediate	V. 610	34	41	52	127
	337— 1	intermediate	V. 616	×	×	×	30
F_4	601— 8	intermediate	V. 735	—	29	—	29
	610— 7	small flowered	V. 748	51	21	9	81
	616— 1	intermediate	V. 758	×	×	×	24
	616— 2	intermediate	V. 759	50	29	21	100
	616— 3	intermediate	V. 760	64	14	21	99

× not enumerated.

I will now give a survey of sowings which proved constant in regard to size of petals:

Constant small-flowered:

from small-flowered F_2-plants: V. 594, 597, 599 and V. 607.

Constant large-flowered:

from large-flowered F_2-plants: V. 598, 606, 608, 609, 611, 612 and 631;

from large-flowered F_3-plants: V. 734, 736 and V. 747.

In V. 658 and V. 734, all petals were, it is true, larger throughout than the sepals, but there was great variation in the absolute size. Both were the offspring of parent plants which, though absolutely large-flowered, had nevertheless sepals nearly as long as the petals.

The offspring of plants which proved already in F_3 to be constant in regard to size type was also constant in F_4.

The large number of homozygotic large or small flowered individuals seems most certainly to suggest that there is only one inhibiting gene for size of flowers. Whether this gene be situate in one of the 4 specific *arvensis* chromosomes or in one of the other 13 chromosomes, cannot be said with certainty. The latter, however, is more probable, since one of the sowings which shows nice segregation in regard to this gene, V. 759, had 14 bivalent chromosomes. If the gene were situate in the 14th chromosome, we should expect it to be homozygotically present, unless the 14th bivalent were formed by autosyndesis between 2 different univalent *arvensis* chromosomes.

c) SEGREGATION IN RESPECT OF LABELLUM.

KRISTOFFERSON (1923) measured the width of the labellum in *tricolor* and *arvensis*, and also in F_1, finding the following relative values (absolute not noted):

V. tricolor: 8,2, *V. arvensis:* 3,5 and F_1 4,5. 66 F_2-individuals similarly measured gave a variation curve answering to the curve for size of flowers, with summit at F_1, falling steeply to *arvensis,* and with a slower, fairly even decline down to the value for *tricolor*. KRISTOFFERSON also interprets this as due to one or more inhibiting genes, the »non-labellum» being dominant; and he also suggests the possibility that it may be the same gene which inhibits both size of flowers and labellum.

I have made no measurements, but took a count, viewing the stigma from the side. In *arvensis* and F_1 no labellum is visible to the naked eye by this method of observation, whereas in *tricolor* it is very distinct (see Figs. 132 and 134, p. 130). In F_2 all plants in which labellum was discernible by this method were grouped as »with labellum», the rest »without labellum». It was altogether evident that the limits were indefinite in F_2, and my counts in 1925 also gave a somewhat different proportion between the two groups from those in 1922, presumably because I was then adjusted for a somewhat different limitation of the two groups. In one F_3 and the F_4-sowings produced from it, on the other hand, the distinction was considerably easier.

These were the same sowings in which the segregation with regard to size of petals was also very distinct. This rather suggests that these sowings had become homozygotic in respect of one or more genes, the segregation of which obscures the effect of the inhibiting genes for size of petals and labellum. The facts available as to the hereditary transmission of labellum are as follows:

1) *The labellum character is recessive*, F_1 having no labellum, and most F_2-plants also lacking it. Moreover, not a single plant with distinct labellum has yet been found which did not, on self-pollination, prove to be constant, whereas on the other hand, plants lacking the labellum can segregate plants with labellum. *V. arvensis* must therefore be regarded as possessing at least one inhibiting gene for labellum (gene *B*).

2) There are so many plants with distinct labellum that we cannot suppose there should be more than one inhibiting gene.

3) *»Large-flowered» plants without any trace of labellum* are so frequently met with that we must of necessity reckon with *one* inhibiting gene, *F*, for size of flowers and *another*, *B*, for the labellum. We find also segregation in respect of the labellum in constant large-flowered sowings.

4) There is, as KRISTOFFERSON notes (1923), a *correlation between size of petals and size of labellum.* One of the causes of this correlation might be imagined to lie in the possession by *tricolor* of a gene *G* (or possibly several) for size of the floral organs, rendering both sepals as well as petals and labellum larger. The effect of the inhibiting gene *B*, however, is superior; it is at any rate capable, even heterozygotically, of suppressing the heterozygote, *Gg*, as is seen in F_1. The occurrence of plants *with* labellum and plants *without* labellum must therefore in the first instance be due to the fact that the former *lack* the inhibiting gene for labellum, which the latter *possess.* Enumeration shows linkage between »large petals» and labellum (see also the subsequent crosses) so that the inhibiting gene *F* for size of petals in relation to sepals, and the inhibiting gene *B* for labellum must be linked (located in the same chromosome). That there may be crossing over was shown in V. 758, which was constant as »with labellum» but segregated in regard to size of petals, and in V. 736, which was constant as »large petalled» but segregated in respect of labellum. It is probably this linkage which is the most important cause of the correlation between size of petals and labellum.

Table 63 shows the segregation in F_2 with regard to size of petals

Segregations in respect of labellum and size of petals in F_2.

TABLE 63. *The segregation in F_2.*

labellum	petals	V. 334	V. 335	V. 337	total		V. 336	
without	small + intermediate	33	41	8	82	93	21	34
	large	3	8	—	11		13	
with	small + intermediate	–	3	—	3	22	1	5
	large	3	15	1	19		4	
	total	39	67	9	115	—	39	—

TABLE 64. *Plants segregating in respect of labellum (Bb).*

generation	the mother plant		no. of sowing	labellum	number of		total	
	no.	size of petals, labellum			small-flowered + intermediate	large-flowered		
F_3	334—8	intermediate, without labellum	V. 600	without	2	3	5	59
				with	4	50	54	
	334—9	intermediate, without labellum	V. 601	without	50	10	60	90
				with	11	19	30	
	335—11	intermediate, without labellum	V. 610	very small	23	0	23	127
				large	52	52	104	
	335—12	large, without labellum	V. 611	very small	0	7	7	86
				large	0	79	79	
	337—1	intermediate, without labellum	V. 616	without	×	×	23	30
				with	×	×	7	
F_4	601—11	large, without labellum	V. 736	without	0	24	24	37
				with	0	13	13	
	610—7	small, without labellum	V. 748	without	44	1	45	81
				with	28	8	36	

and labellum. In tables 64 and 65, the F_3- and F_4-sowings which segregated in respect of labellum are noted. Most of these segregated both for size of petals and labellum. Some of these segregations were perhaps due to the presumable gene, *G*, with positive effect for size, so that the parent plants may have been *Ggbb* and had a small labellum which was not noticed. This applies possibly to V. 600, V. 610 and V. 611.

TABLE 65. *Size of petals and labellum of V. 759 and V. 760 (F_4).*

the mother plant	no.	V. 616—2	V. 616—3	total		calculated		ratio
	labellum	without	without					
	petals	intermed.	intermed.					
labellum	petals (size)	V. 759	V. 760			free combination	n = 3	n = 3
without	(*BF*) small + intermed.	61	63	124	142	110,9 ± 7,0	126,1 ± 6,7	41
	large (*Bff*)	7	11	18		36,9 ± 5,5	21,6 ± 4,4	7
with	(*bbF*) small + intermed.	18	13	31	55	36,9 ± 5,5	21,6 ± 4,4	7
	large (*bbff*)	14	10	24		12,3 ± 3,4	27,7 ± 4,9	9
	total	100	97	197	—	197	197	64

		observed	calculated		observed	calculated
V. 759 + V. 760	small-flowered + intermediate	155	147,8	without labellum	142	147,8
	large-flowered	42	49,2	with labellum	55	49,2

— V. 736 is a homozygotically large-petalled sowing, segregating in respect of labellum and thus presumably the outcome of a crossing over.

The clearest segregation, in which the types were easiest to determine, was afforded by V. 616 (Table 64) and its offspring V. 759 and V. 760 (Table 65). In V. 616, unfortunately, the number of large- and small-petalled was not noted. The comparative ease with which the segregation in these sowings could be distinguished is possibly due to the fact that segregation here took place only with regard to the *B* and *F* genes, and not in regard to the possible size gene *G*. Table 65 also shows linkage between *B* and *F*. These have entered from *arvensis*, and appear to keep together. A crossing over of 25 %, i. e. in which *BF* gametes are formed three times as frequently as *bf* gametes, more or less satisfies the requirements of this segregation, when we allow for the difficulty of determining these characters. The parent plants of both these two sowings lacked the labellum; V. 758 however, was from a sister plant with labellum. This sowing consisted of 24 plants, all with labellum.

The following F_3- and F_4-sowings were constant in respect of labellum:

Constant with labellum:

F_3: V. 598, 658, 606, 608, 612 and 631; F_4: V. 733 and V. 747; (all these were constant large-flowered). An F_4-sowing, V. 758, was constant with labellum, but segregated into small-flowered, intermediate and large-flowered.

Constant without labellum:

F_3: V. 594—595, V. 596, 597, 599, 607 (all these, except V. 596, were also constant small-flowered). In F_4: V. 735 (constant intermediate as regards size of flowers).

The parent plants of V. 658 and V. 606 were noted as without labellum, but this must have been due to an error of observation; the labellum was presumably concealed by pollen. There are an extremely large number of non-segregating sowings, and it is noticeable that constancy in respect of labellum generally goes with constancy in regard to size of petals. Linkage between B and F, however, explains this.

The labellum is, of course, an inconspicuous portion of the flower, but it is very important biologically, in that it is largely the presence or absence of this organ which determines whether the plant be self-pollinating or not. It is reckoned, also, like the size of the petals, as a very important systematic character, and we have here, then, the case of two principal systematic points of difference between two species determined by genes which are themselves associated by genetic linkage. This perhaps in part explains why the types in a natural state do after all remain more or less pure *arvensis* and pure *tricolor*. Another important systematic character, by the way, the yellowish-white colouring in *arvensis*, is determined by the W gene, which is eliminated with one of the univalent chromosomes, so that all three of these specific characters, in the segregation mechanism, differed from the ordinary *mendling* characters, but are nevertheless evidently all determined by Mendelian *genes* associated with the chromosomes.

d) SEGREGATION OF THE STYLE SPOT.

The style spot is one of the most pleasant characters to work with, because it is so little modified. Here, in the species cross, it exhibits an approximately normal segregation in the ratio of 3 : 1, with dominance for the spot (Table 66). KRISTOFFERSON also (1923) found this proportion in two distinct *arvensis* × *tricolor* crosses. F_3 and F_4 showed on the whole normal conditions, as will be seen from Table 67. No linkage could be discerned either to flower size, petal size or labellum. There is some deficiency of the recessive type in the total

TABLE 66. *Segregation of the style spot in F_2.*

style spot	biotypes	V. 334	V. 335	V. 337	total	calculated	ratio	V. 336
with	*S*	24	51	8	83	86,3	3	37
without	*ss*	15	16	1	32	28,7	1	2
	total	39	67	9	115	115	4	39

TABLE 67. *Segregation of Ss-plants.*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of plants		total
	no.	phenotype		spot *S*	no spot *ss*	
F_3	334— 4	with spot	V. 598	82	16	98
	334— 8	with spot	V. 600	57	7	64
	335— 8	with spot	V. 607	37	9	46
	335— 9	with spot	V. 608	112	43	155
	335—12	with spot	V. 611	65	21	86
	335—13	with spot	V. 612	61	21	82
	335—14	with spot	V. 631	6	2	8
F_4	598— 1	with spot	V. 726	72	21	93
	658— 1	with spot	V. 729	33	12	45
	607— 3	with spot	V. 741	21	2	23
			total	546	154	690
			calculated	517,5	172,5	690

number, but this comes almost exclusively from the two sowings V. 598 and V. 600.

An F_2-sowing, V. 658 (mother plant V. 334—7) showed a segregation suggestive of 2 polymeric genes for spot, viz.:

	observed	calculated	ratio
with spot	68	66,6	15
without spot	3	4,4	1
total	71	71	16

It might be supposed that the spot had been overlooked in these three individuals, but one of them, V. 658—2, gave in F_4 54 plants all without spot. Another F_3 plant, V. 658—1, with spot, segregated in F_4 in the ratio of 3 spot to 1 without, while a third, V. 658—3 gave an F_4 constant *with* spot. This segregation is altogether quite inexplicable. From the F_2-sowing in question (Table 66), we should least of all

expect to get a 15 : 1 segregation, and the elimination or erroneous conjugation of a chromosome in an *SS* plant of F_2 could hardly give 3 recessive *ss* plants; the utmost one would expect would be some heterozygotes *Ss*. That an *Ss* plant could give such an odd distribution is also unlikely, the more so as the reduction divisions in the F_2-plant in question proceeded fairly regularly, without any detachment of chromosomes.

Other plants exhibiting aberrant conditions with regard to the spot were V. 334—9 and its offspring. The spot here seems to be recessive as in Cross X, but was, certainly, rather weak, at times only discernible under the magnifying glass; often, however, it would be very distinct, but there were always more plants without than with the spot, where any segregation occurred. It is not easy to say what are the constellations which have taken place to make the inhibiting genes *H* and *I*, found in Line 52, assert their influence in this cross. Ordinarily, as we know, they only take effect as against the spot gene from Type C, S_2. Altogether, species crossings are often erratic, owing to the incalculable interplay between a large number of genes often acting in opposition one to another.

For the rest, the other sowings from plants without style spot were constant even when derived from segregating sowings, as will be seen from the following:

Constant ss-sowings (without spot):

F_3: V. 606; F_4: V. 727, 730 and 739.

Constant SS-sowings (with spot):

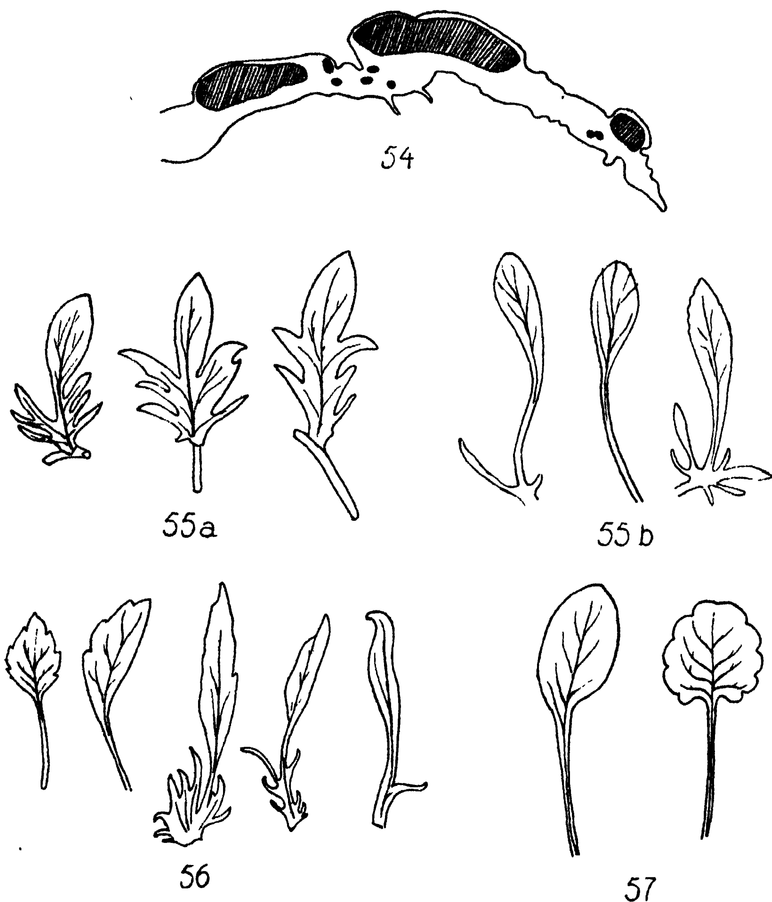
of F_3: V. 594, 596, 597, 599, 609, 610 and 616;

of F_4: (besides offspring of the foregoing): V. 728, 731, 733, 740, 751 and V. 903.

e) THE STERILE TYPES.

The sterile or semi-sterile types have already been partly described on p. 57. They are highly peculiar, and by no means all resemble one another. The most generally occurring character is the low, bushy growth with stiff, fleshy leaves, generally entire, and a very largely restricted flowering capacity. The pollen sacs are as a rule almost empty, with no pollen or very little in them. Some of them, on the other hand, can, when cross pollinated, very well form capsules with fairly abundant seed. These characteristics are often accompanied by peloric formation with spurs and pollen chambers on the lateral petals, petaloid sepals, too few petals (4 instead of 5: Pl. II, Fig. 24), irregular stigma

(disc-shaped as in *Viola biflora*, or surmounted by a bridge, giving entrance both towards the upper and the lower petals). Where the lateral petals are spur-bearing, there is often a style spot on all those



Figs. 54—57. *Leaves of sterile types.* *54:* schematic cross section of variegated leaf from sterile plant. The shaded portions are chlorophyll tissue, (enlarged); *55 a:* entire leaves connate with their stipules (V. *606—1*); *55 b:* entire, spatulate leaves of sterile plant, Cross XIII, nerves protruding; *56:* leaves from shoot shown in Fig. 58, in different degrees of abnormity; *57*, **left**: rosette leaf of sterile plant; *57*, **right**: rosette leaf of F_1 ex sterile × normal.

three sides of the style which face toward the pollen chambers and there may also be a labellum facing each of these sides. Furthermore, the leaves in these sterile types are often variegated; the variegation, however, is not, as usually in *Viola*, due to the fact that the chloro-

plasts are yellowish, uncoloured, but to the fact that the palisade tissue has in some places altogether degenerated, leaving only islands of palisade tissue and a few green cells in the spongy parenchyma. (Fig. 54). Finally, some of the stipules are connate with the leaves themselves, presenting the appearance of lobate leaves without stipules (Fig. 55 a). There may often be masses of adventitious shoots cropping out in the axils, as shown to some extent in Fig. 58. A peculiar feature is the occasional appearance of altogether or almost normal shoots on these plants as if the plants were chimæras. And the type can be kept alive from these more or less normal shoots. Fig. 58 shows a branch with some such normal shoots on a sterile plant. Some of the leaves are very narrow, flagellate, and falciform at the side, owing to the fact that the tissue degenerates on the one side; others are fully normal, broad and serrate. Fig. 56 shows drawings of various leaves from this branch, Fig. 55 b of leaves from ordinary sterile plants. All sterile plants of Cross XI, as far as they flowered at all, had yellow flowers, but exhibited all possible combinations in other respects. Tables 68—70 show the sterile types of this cross.



Fig. 58. Shoot from sterile plant of Cross XIV (see text).

As will be seen, there were no sterile plants in V. 334, but in F_3 there were two plants derived from this which gave typically sterile plants. A sister plant to V. 610—2 (Table 70) had in F_4 (V. 747) 121 normal and no sterile plants; a sister plant to V. 611—1 also in F_4

(V. 751) 54 normal and no sterile plants. From 335—11, then, we have both a constant (?) sterile plant (V. 610—2), a constant normal (V. 610—6) and a normal plant segregating again some few sterile (V. 610—7).

V. 722 was derived from Cross XII which will be dealt with later on. Contrary to the usual, I succeeded in getting about a hundred seeds by self-pollination from this plant, and 75 plants grew up from these seeds. These 75 were planted out in the open. They were

Survey of sowings with sterile types.

TABLE 68. *Sterile types segregated in F_2.*

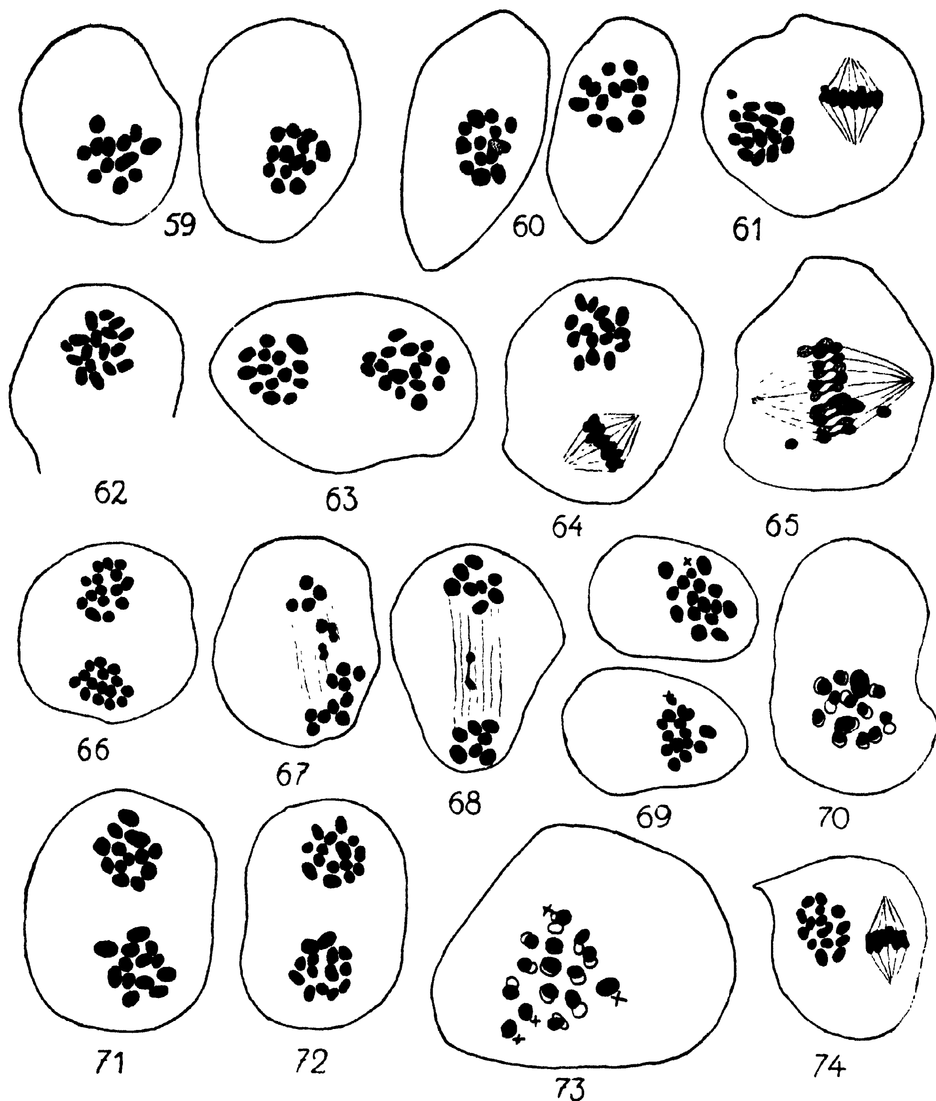
phenotypes	V. 334	V. 335	V. 337	total	V. 336
normal	39	67	9	115	39
± sterile	0	4	0	4	1
total	39	71	9	119	40

TABLE 69. *Sterile types segregated in later generations (from normals).*

generation	no. of mother plant	no. of sowing	number of normal	number of ± sterile	total	remarks
F_3	334—6	V. 599	143	4	147	
	334—7	V. 658	71	1	72	
	335—7	V. 606	168	2	170	
	335—11	V. 610	125	7	132	
	335—12	V. 611	86	2	88	
F_4	606—3	V. 737	64	4	68	the »steriles» were only pelories with reduced flowering capacity
	607—1	V. 739	28	3	31	
	610—7	V. 748	92	7	99	3 of these only *slightly* abnormal

TABLE 70. *Constantly sterile types (sown from »sterile» plants).*

generation	no. of mother plant	no. of sowing	number of sterile	remarks
F_3	335—4	V. 604	2	
	569—4	V. 722	75	from Cross XII
F_4	610—2	V. 745	14	+ 2 normal (regression?)
	611—1	V. 749	18	



Figs. 59—102. *Reduction division in F_2 plants and later generations of Cross XI* (cf. Table 72, p. 96). (× 1800). (het. = heterotypic; hom. = homotypic; PMC. = pollen mother cells). *59: V. 334—1*, het. anaphase, 2n = 12/13?; the long chromosome in the left nuclear plate possibly = 2 chromosomes lying close together; *60: V. 334—2*, het. anaphase, 2n = 14/13; the lighter chromosome is high up, and belongs perhaps to the other plate. *61—62: V. 334—3*, constant small-flowered, violet; hom. metaphases with n = 15(+ $^1/_2$?) and 17. *63: V. 334—9*, hom. metaphase, 2n = 14/16. *64: V. 335—8*, hom. metaphase, n = abt. 15. *65—66: V. 335—9, large-flowered, pale* violet; *65:* het. metaphase, 2 univalents are shown; — *66:* hom. metaphase, 2n = 15/15. *67—69: V. 335—13*, large-flowered, pale violet; *67—68:* het. anaphase, univalent chromosomes splitting; — *69:* het. anaphase in polar view; two half (split) chromosomes are marked ×. *70—71: V. 335—14*, segregated constant *tricolor* type; *70:* het. metaphase, 13_{II}; — *71:* hom. metaphase, 2n = 13/13. *72: V. 337—1*, hom. metaphase, 2n = 15/14. *73—74: V. 597—1*, constant small-flowered, violet; *73:* het. metaphase, $12_{II} + 4_{I}$? (×); — *74:* hom. metaphase, n = 15.

altogether alike, and typically sterile. They attained only dwarf dimensions, and were indeed hardly discernible at all, being highly anthocyanine, and despite all care (moving in under glass) I did not succeed in getting a single one of the 75 to flower. All died fairly early in the year.

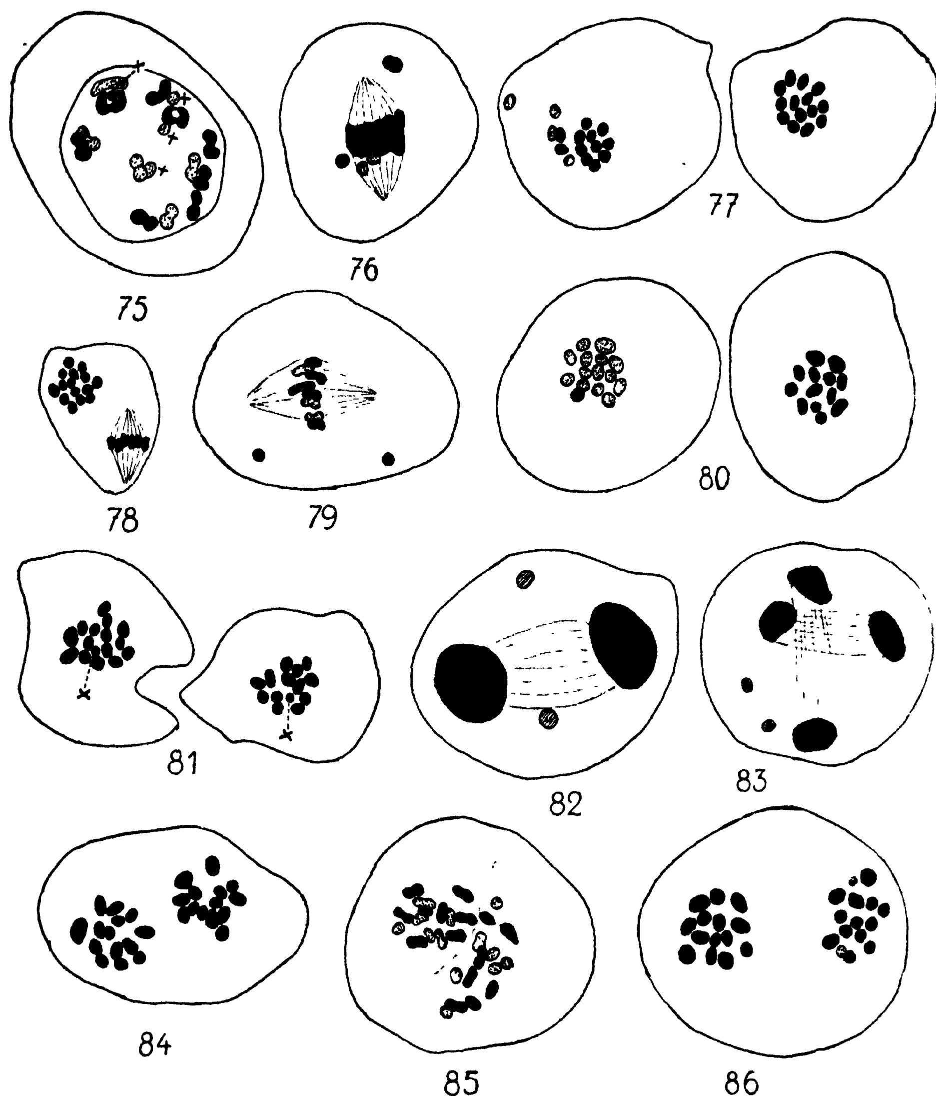
The majority of segregations might answer to the formula 63 : 1, whereas V. 610, and all three F_4-sowings, might answer to a segregation rather in the ratio of 15 : 1; whether we have here a Mendelian segregation, with three normal genes contributing, it is difficult to say; perhaps it is not a segregation in Mendelian ratios but something resembling the segregation of certain types of variegated plants.

The sterility can hardly be accounted for by chromosome conditions. Some of the sterile types, as for instance V. 610—1 and —2, and V. 749—3 are among those of the hybrids which showed the handsomest pollen mother cells and divisions. Some seem to have $n = 14$ ($2n = 28$): Figs. 84, 85, 101 and 102. V. 611—2, however, had more, doubtless to some extent univalent chromosomes, which split, giving in the heterotypic metaphase 17—18 units (Figs. 87—90). V. 604—1, on the other hand, exhibited signs of disturbance, the pollen sacs being as a rule largely filled with sterile tapetal tissue and sterile tapetal baulks. The chromosome number here appears to be 13 bivalents + 2 univalents — i. e. $2n = 28$ (Figs. 79—80).

There is thus not much likelihood of the sterility being due to pronounced chromosome irregularity. I have made a crossing between a 14-chromosomed sterile plant as mother and a 14-chromosomed fertile as father. There were 5 F_1-plants, all fully normal, richly flowering and fertile. Fig. 57 shows the outline of the rosette leaves, to the left the sterile type, to the right the F_1. As will be seen, there is a very distinct difference in the shape of the leaves.

f) THE »PETALOID» CHARACTER.

Not until F_4 was reached did I observe individuals with sepals coloured as petals; from pressed specimens, however, I have been able to ascertain that such were already present in F_3, and it was found that a small number also occurred in all the large F_2-segregations enumerated in 1925. I was at first rather inclined to think it must be a case of mutations, but since the type appears already in F_2 its occurrence must either be due to complicated segregations or, more probably, to chromosome aberrations whereby one or more genes became eliminated, in regard to which *Viola* is otherwise homozygotic.



Figs. 59—102. (*Continued.*) *75—78: V. 598—3*, constant large-flowered, *velutina: 75:* diakinesis 13II + 4I(?); — *76:* het. metaphase. 4 univalents; — *77:* het. anaphase, 4 chromosomes (lighter) between the plates, 2n = 14 + 12 + 4; — *78:* hom. metaphase, n = abt. 14—15, PMC. very small. *79—80: V. 604 - 1*, sterile plant; *79:* het. metaphase, 2 univalents; — *80:* het. anaphase, the dark chromosome in the left plate lying high, 2n = 14 + (1 + 13). *81: V. 607—1*, het. anaphase, one univalent chromosome has divided into two (×), which are distributed on both daughter plates, 2n = (15 + $^1/_2$) + (13 + $^1/_2$). *82—83: V. 607--2*, interkinesis and hom. telophase with extranucleate nucleoli, which disappear during the divisions (shaded). *84: V. 610—1*, semi-sterile, hom. metaphase, 2n = 14/14. *85: V. 610—2*, semi-sterile, transition stage from interkinesis to hom. metaphase, 2n = 14/14. *86: V. 610 - 1*, hom. metaphase, 2n = abt. 14/14.

Owing to the great phenotypical variation in this type, it is not easy to make out the genetic conditions; but the marked petaloid type is at any rate recessive; as will be seen from Table 71.

TABLE 71. *Segregation of petaloid plants.*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of		total
	no.	phenotype		non petaloid	petaloid	
F_4	609—2	slightly petaloid	V. 743	59	12	71
	616—2	slightly petaloid	V. 759	55	45	100
F_5	759—1	strongly petaloid	V. 902	—	14	14

The slightly petaloid plants have only the tip of the two lateral sepals coloured. Often we may find at the same time, on one and the same plant, both petaloid and non petaloid flowers. This character, like the *velutina*, is also most pronounced in autumn. The heterozygotes are evidently subject to marked phenotypical fluctuations. Presumably, V. 609—2 and V. 616—2 must have been heterozygotic in respect of the corresponding »normal» gene, whereas V. 759—1 lacked this altogether. Pl. II, Fig. 21 shows a flower of a rather pronounced petaloid plant, of V. 759, and Fig. 22 a petaloid sterile type of V. 749. Petaloid flowers are also shown in Fig. 27.

g) CHROMOSOME NUMBERS AND GENERAL SURVEY.

It seems as if gametes with all chromosome numbers from 13 upwards are vital, and if V. 334—1 (Fig. 59) has $2n = 25$, which is not impossible, this would mean that gametes with 12 chromosomes are also endowed with vitality, at any rate in the one sex. Otherwise, I have not been able, by back crossings, to demonstrate any difference in regard to the *genes* borne by the male and female gametes; nevertheless, there might yet be a possibility that the vital male and female gametes might differ in respect of their *chromosome numbers*. There is, however, nothing suggestive of this. On the other hand, it is peculiar that there should be no real correlation between the chromosome numbers of the segregated types and the analysed genes, save for the single fact that elimination of the *W* gene in F_1 is attended by the elimination of one chromosome.

Unfortunately, it proved impossible to determine as many chro-

mosome numbers as might have been desired, as many of the types were altogether unsuitable for cytological investigations. The pollen mother cells were very deficient in plasm, small and deformed, especially in the homotypic metaphase, so that the chromosomes were crushed close together and irregularly placed, rendering them difficult to count. Often, indeed, the pollen mother cells could not be properly stained at all, either by DELAFIELD, HEIDENHAIN or the iodine gentian violet method.

It seems rather as if, save for the chromosome with the *W* gene, the other three univalent chromosomes in the hybrid do not count for anything to speak of in the differentiation of the type. Since there is so much polymery in *Viola*, it is probable that in both species, the 13 bivalent chromosomes are already bearers of one or more genes for most of the characters. If the three of the univalent chromosomes mainly repeat some of the genes of this kind, then the distribution of these three will not produce any demonstrable external morphological differentiation of the type. Elimination of chromosomes is rare in F_2- and F_3-plants; evidently, in F_1, those chromosomes which for some reason or other could not harmonize with the rest have already disappeared.

Table 72 shows the cytological conditions in different plants of F_2, F_3 and F_4. In explanation of this table it should be pointed out that the figure 14/15 for instance, means that these chromosome numbers were found in two corresponding nuclear plates in the same pollen mother cell, whereas 14, 15 means that these figures were found, but the plates in question did not belong to each other.

As will be seen from Table 72 and the figures, there is the possibility of many different processes also in the later generations. The commonest number is 13 bivalent chromosomes with from 1 to 4 univalent; there are, however, also types with 14 bivalent, as V. 601—12 and V. 616—2. There are, indeed, types with 11 to 12 bivalent, as V. 594—4, V. 595—2 and V. 597—1. Generally speaking, the univalents distribute themselves to the two poles and the gametes in the same plant may therefore often have different numbers of chromosomes. In self-pollination, zygotes can be formed having for instance two corresponding, previously univalent chromosomes, and these can then together form a new pair of gemini. Thus, and by doubling of single chromosomes, we may get types with 14 bivalents.

In some of the types, one or more of the univalent chromosomes may split. This would presumably, as a rule, lead to an increase in

TABLE 72. *Chromosome numbers in F_2 and later generations.*

generation	no. of plant	chromosome number: heterotypic division	chromosome number: homotypic division	2n =	Fig.	sown as no.	remarks
F_2	334— 1	12/13 (?)	—	25?	59	V.594-V.595	
	334— 2	$13_{II} + 1_{I}$	—	27	60	V. 596	nice divisions
	334— 3	—	15/16?	31?	61—62	V. 597	very irregular
	334— 4	—	—	—	—	—	very irregular
	334— 7	13/15	13/15	28	—	V. 658	1 or more univalents
	334— 9	—	16/14	30	63	V. 601	no elimination
	335— 8	—	15,(14,13)	—	64	V. 607	diakin.: many univalents
	335— 9	$14_{II} + 2_{I}$ (?)	15/15	30	65—66	V. 608	no elimination
	335—10	15/16	14,15	31	—	V. 609	
	335—13	$15\frac{1}{2}/13\frac{1}{2}$	$15\frac{1}{2}/13\frac{1}{2}$	29	67—69	V. 612	1 univalent splits
	335—14	—	13/13	26	70—71	V. 631	altogether regular
	337— 1	—	14/15?	29?	72	V. 616	do. do.
F_3	594— 1	—	13	—	—	V. 724	3 nuclear plates
	594— 2	—	13	26?	-	—	diakin. $11_{II} + 4_{I}$?
	594— 4	abt. $11_{II} + 4_{I}$	—	26?	—	-	
	595— 2	$12_{II} + 2_{I}$, 13_{II}	—	26	—	—	
	597— 1	$12_{II} + 4_{I}$	abt. 15—16	28	73—74	V. 725	
	598— 1	—	—	—	—	V. 726	PMC. deformed
	598— 3	14/4/12	14—15	30	75—78	V. 727	diakin. abt. $13_{II} + 4_{I}$
	599— 1	nice diakin.	—	—	—	—	*sterile!*
	600— 1	—	abt. 13—14	—	—	—	large + small PMC.
	600— 3	abt. 16 units	—	—	—	V. 733	
	601— 1	abt. 15	—	—	—	V. 734	
	601— 2	abt. 15	—	—	—	—	
	601— 8	abt. 14/16	15	30?	—	V. 735	
	601—11	abt. $14_{II} + 1_{I}$	—	29?	—	V. 736	
	601—12	$14_{II} + 2_{I}$	—	30	—	—	
	604— 1	14/14 ($12_{II} + 2_{I}$?)	—	28	79—80	—	*sterile!*
	607— 1	$13\frac{1}{2}/15\frac{1}{2}$ (?)	—	29?	81	V. 739	
	607— 2	—	14,15	—	82—83	V. 740	
	609— 1	abt. 14/14	—	28?	—	V. 742	
	609— 2	very irregular	—	—	—	V. 743	
	610— 1	—	14/13—14?	28?	84	—	*semi-sterile!*
	610— 2	—	14/14	28	85	V. 745	*semi-sterile!*
	610— 6	—	abt. 14/14	28?	86	V. 747	
	611— 2	abt. 17 units	—	—	87—90	—	*sterile!*

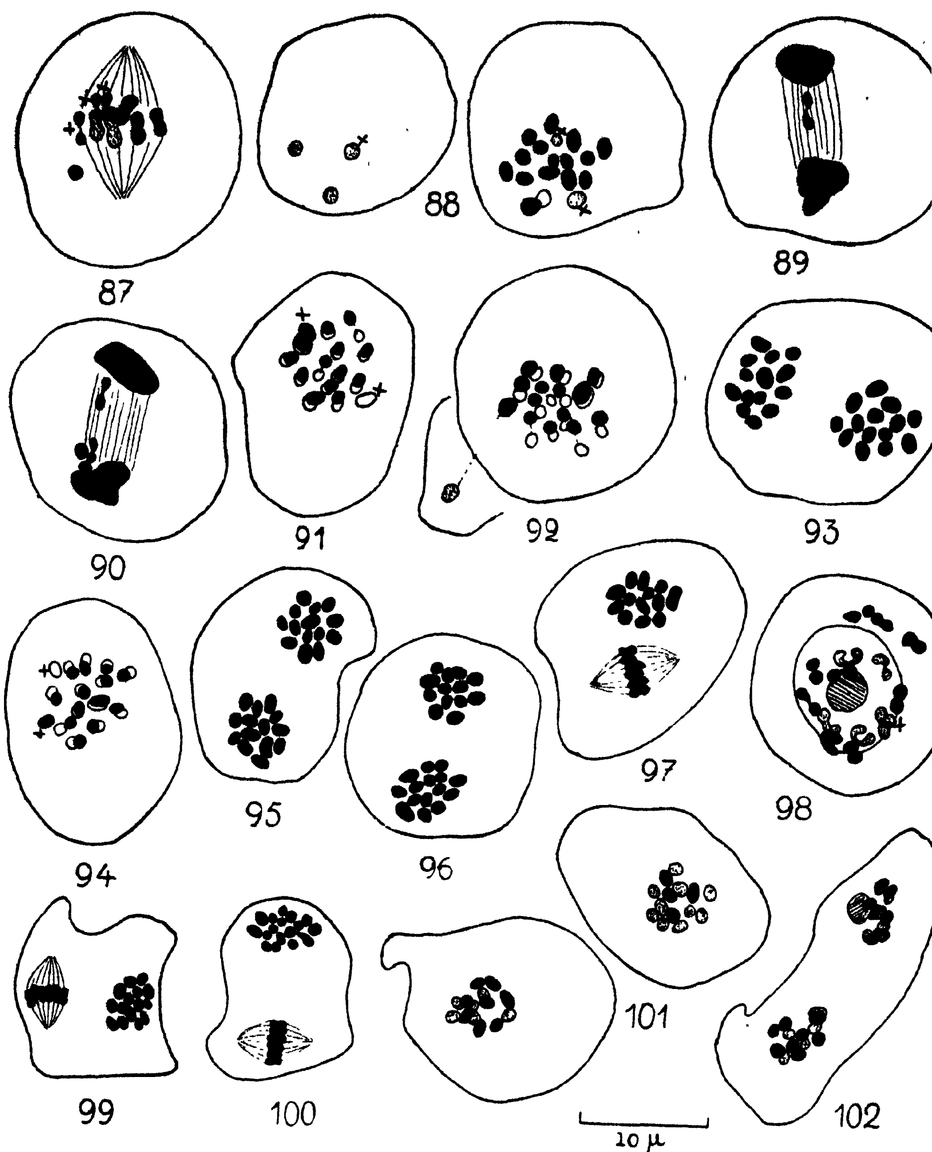
TABLE 72 (*continued*).

generation	no. of plant	chromosome number			Fig.	sown as no.	remarks
		heterotypic division	homotypic division	2n =			
F_3	612—1	—	abt. 13/14	—	—	—	chromosomes conglomerate
	612—2	13/14?	—	—	—	—	somewhat irregular
	612—3	—	abt. 13/16, 14/15	29?	—	—	chromosomes conglomerate
	616—1	$13_{II} + 2_{I}$	—	28	91	V. 758	
	616—2	14_{II}	14/14	28	92—93	V. 759	nice divisions
	616—3	$13_{II} + 2_{I}$	14/14, 13/15	28	94—96	V. 760	
	631—1	—	13	(26)	97	V. 903	altogether regular
F_4	740—1	—	abt. 15, abt. 16	—	98—100	—	PMC. small deformed
	749—3	-	14/14?	28?	101—102	—	*semi-sterile!*

the number of gemini in the next generation, provided that the splitting be a general phenomenon in the plant concerned. In V. 335—13, V. 607—1 and V. 611—2 we find such divisions of chromosomes.

It is not impossible that V. 334—1 may have had only 25 chromosomes, though most likely it had 26, of which 2 unpaired. If so, two of the chromosomes would have a general tendency to attach to each other. I could not find, among the offspring of this plant, any individuals with lower chromosome number than 26. It is peculiar that 334—1 should have had the W^r gene, though it had not in any case more than 2 × 13 chromosomes. As there was at least 1 univalent chromosome in this plant and from 2 to 4 univalent in its offspring, there is no reason why the W^r chromosome should not have been one of these univalents.

Already F_2 segregated a constant *tricolor* type, to wit, V. 334—14, which was constant large-flowered, violet and with labellum (Pl. II, Fig. 12). Curiously enough, it was also constant in having 13 chromosomes (13 bivalents, Figs. 70—71). That it is nevertheless derived from the crossing was clear enough, as its offspring segregated in respect of style spot, and also showed minor variations in size of petals and intensity of petal colouring. In V. 903, however, it became constant with regard to the style spot. If this type had remained among other heartsease plants in a field, any botanist would at a first glance undoubtedly have taken it for a perfectly good *tricolor*.



Figs. 59—102. (*Continued.*) Fig. *87—90: V. 611—2*, sterile; *87:* het. metaphase in side view, univalent chromosomes (×) dividing; — *88:* het. metaphase in polar view (unquestionable univalents marked ×); — *89—90:* het. anaphase, the univalent chromosomes dividing on the spindle. *91: V. 616—1*, het. metaphase in polar view, $13_{II} + 2_{I}$. *92—93: V. 616—2*, petaloid plant; *92:* het. metaphase, 14_{II}; — *93:* hom. metaphase, $2n = 14/14$. *94—96: V. 616—3; 94:* het. metaphase, $13_{II} + 2_{I}$; — *95—96:* hom. metaphases with 14/14 and 13/15 chromosomes respectively. *97: V. 631—1*, segregated constant *tricolor* type; hom. metaphase, $n = 13$. *98—100: V. 740—1*, segregated constant *arvensis* type; *98:* diakinesis (not complete); — *99—100:* hom. metaphases with n = abt. 15 and abt. 17 respectively; the chromosomes are small and PMC. deformed. *101—102: V. 749—3*, semi-sterile; transition stage from interkinesis to hom. metaphase, 2n = abt. 14/14; PMC. peculiar shaped.

An *arvensis* complete in all morphological characters was segregated in F_3, viz. V. 607—2, which, after self-pollination, gave 70 F_4-plants (V. 740) all small-flowered, yellowish-white, without labellum. It had, however, inherited the style spot from *tricolor*, and was constant *SS*. All the plants were moreover, erect, whereas *arvensis* Line 52 is prostrate. On the other hand, it did not agree with *arvensis* in chromosome number. Of V. 607—2 I have only seen two homotypical metaphases with 14 and 15 chromosomes. In V. 740—1 the pollen mother cells were small and very deformed, but by using the gentian violet method it was possible to discern, in one homotypic metaphase, abt. 15 chromosomes, and in another 16—17 (Figs. 98—100). It is thus at once both highly irregular and not yet equal to *arvensis* in chromosome number. It will be interesting to see what will be the final chromosome number of such a segregated type.

Other constant types are also segregated in new combinations. V. 334—3, for instance, was constant violet, small-flowered, without labellum, with style spot, erect (Pl. II, Fig. 15). It was tested both in F_2 and F_3 (V. 597 and 725). The chromosome number, on the other hand, is less constant. V. 334—3 was, in the heterotypic metaphase, extremely irregular, and detached some chromosomes; in the homotypic metaphases, 16 and 17 could be counted (Figs. 61—62). V. 597—1 had 12 bivalent and 4 univalent chromosomes (Figs. 73—74) whereas another F_3-plant had abt. 16 to 17 in the homotypic division. V. 334—3 has presumably inherited from *arvensis* the chromosome with the inhibiting genes for labellum and size of petals, but not the *W* chromosome. From tricolor it has the chromosomes with the *l* and *S* genes, and is thus *llwwBBFFSS*. We have here, then, an instance of two species exchanging chromosomes; or perhaps of the chromosomes themselves exchanging genes.

Another new constant type was V. 335—7, which was yellow, large flowered, with labellum, without spot (= Pl. II, Fig. 13) — i. e. a *tricolor, lutea*. Its formula is *LLwwbbffss*. Its cytological conditions are unknown. V. 334—6 was constant yellow, small-flowered, without labellum, with spot. The type is shown in Pl. II, Fig. 16. Formula: *LLwwBBFFSS*.

V. 609—1 was homozygotically large-flowered, velutina violet, with labellum and with spot (Pl. II, Fig. 20). Formula m_3m_3*llwwbbffSS*. Chromosome number 14 bivalents (?). This type approaches somewhat the *tricolor, hortensis* in morphological characters, having lost the M_3 gene.

V. 598—4 also yielded constant offspring. The type was yellowish-white with velutina violet spot on the two upper petals, large-flowered, with labellum, with style spot and with narrow upper petals. The type is approximately that shown in Pl. II, Fig. 19, save that the lower petal is here yellow. The formula is $m_3m_3LLWWbbffSS$, perhaps with a further special gene for restriction of the velutina spot. This peculiar and handsome type is altogether new, and can only have been produced by aberration (or by mutation), but has nevertheless become constant. The chromosome number in this plant is not known, but a sister plant had abt. 13 bivalents and 4 univalents.

In F_3 there occurred *a new constant 14-chromosomed type*, viz. V. 616—2 (sown out as V. 759). In the heterotypic metaphase, it had 14 bivalents, and in the homotypic metaphase I counted 14 chromosomes in 24 plates and 13 in 3 plates. These three were, however, possibly not intact. This plant, on the other hand, was far from constant in regard to morphological characters, segregating in F_4 for size of flowers, for labellum, and sepals (petaloid—non-petaloid). We can, then, by crossing, obtain types with new and constant chromosome numbers, lying between those of the two parent species, in this case one above the chromosome number of *tricolor*. The cytological conditions in this type are extremely regular; one may, indeed, find many pure *Viola* species with less nice and regular divisions. Type V. 616 is altogether unique. It has thin, prostrate stems, very pronounced ramification at the surface of the soil (up to 50 stems or even more), and small, dark green leaves. In these characters, it closely resembles *tricolor, maritima.* There is thus no reason why *maritima* should not itself originally be derived from a crossing of *tricolor, typica* with *arvensis*, and then have emigrated to the sand dunes. Probably, however, *maritima* is an earlier form than *tricolor, typica*, which is mainly found on cultivated ground. — The petals in Type V. 616 were, in all plants, of a very deep violet, with very prominent and highly ramified honey streaks (Pl. II, Fig. 21). This is in reality WITTROCK's forma *ornatissima* (WITTROCK 1896, p. 61) as regards the honey streaks. For the rest, V. 616—2 was $M_3M_3llwwBbFf$. In F_5 (V. 902) I had a constant petaloid type. It should then be possible from the interspecific crossing to isolate types satisfying all the requirements of classification principles for species, having, moreover, a character not found in other *Viola* species, and with a chromosome number differing from that of the nearest related species. This type is, in addition, endowed with

great vitality and power of resistance, in contrast to most segregated hybrid types.

It is remarkable, and sounds indeed almost paradoxical, that we should here, in F_2, F_3 and F_4 encounter types in which no segregation can be discerned in respect of morphological characters, but which are highly irregular in regard to chromosome number and reduction division, whereas on the other hand, there are types which are constant in regard to the chromosomes, but segregate very well in regard to morphological characters. This shows that it is not so much the chromosome *number* which determines the appearance of the plant but rather the *quality* of the chromosomes. We must indeed — if it be permissible to use a crude illustration — regard the chromosomes themselves more as the sacks in which the gene material is stored and transported. It is not the sack so much as its content, that matters. Some sacks may perhaps be duplicates as regards their content, and it matters then but little whether there be one more or less. Possibly the three univalent chromosomes may be duplicates of this sort; but they can, of course, also be bearers of genes producing physiological effects which may be difficult to detect. Instances of this are mentioned in the foregoing. In this connection I would merely add a note of the two sowings V. 612 and V. 608. Both were homozygotically large-flowered, with labellum, but gave regular Mendelian segregation in regard to the *L* gene and the style spot, in the ratio of 3 : 1 : 6 : 2 : 3 : 1, formula *LlwwbbffSs*. It will be seen from Table 72 that these sowings and their mother plants were far from constant in regard to the chromosome numbers, both having univalent chromosomes.

The cytological features of the sterile plants are discussed on p. 92.

Table 73 shows the fairly certainly determined chromosome numbers in F_2 and the genetic formula as to size and colour of flowers of the plants in question; and also, 9 individuals of a back cross *tricolor*, Line 504 $\times$ F_1 of Cross XIII (*vide infra*). In the case of the back crosses, however, only the phenotype of the individuals can be given. F_2 tells us nothing as to any correlation between chromosome number and genes. The back cross on the other hand seems to suggest that the most *tricolor*-like had the lowest chromosome number. There were, furthermore, 6 back crossing specimens which, though fixed, could not be counted, being too irregular in their divisions. Of these, 4 were intermediate, pale violet, 1 large-flowered, pale violet and 1 intermediate, violet. Altogether, it looks as if the most heterogeneous compounds gave the greatest disturbance in the process of division. The

TABLE 73. *Survey of chromosome numbers in F_2 and back-crosses.*

2n =	F_2 of Cross XI		*tricolor*, Line 504 × F_1 XIII	
	number of plants	genotypes	number of plants	phenotypes
31	1 + 1?	*ffWwllM$_3$m$_3$* *FFwwll*		
30	2	*ffwwLl* *(Ff?)wwll*		
29	2	*ffwwLl* *BbFfwwll*		
28	1	*ffwwLl*	3	*all:* intermediate, pale violet
27	1	*FFWwLL*	3	intermediate, violet large-flowered, pale violet large-flowered, violet
26	1	*ffwwll*	3	intermediate, violet large-flowered, pale violet large-flowered, violet
25?	1?	*FFWwll*		

three back crossing plants with finest division and best nourished pollen mother cells were the two »large-flowered, violet» *ffwwll*, one with 13_{II}, the other with $13_{II} + 1_I$ and a »large-flowered, pale violet», presumably *ffwwLl*, i. e. a *tricolor* combination; it had 13_{II}. In F_2 also, and later generations, the most heterogeneous compounds seem to have the most irregular divisions. *Inter alia,* the combination *fW,* found in V. 335—10 and V. 598—1 and V. 609—2 seems to be highly irregular, whereas the combination *FW* may exhibit extremely nice division as in V. 334—1 and V. 334—2. There seems to be a certain inner harmony between the chromosomes of the separate species individually, this harmony being, however, disturbed when the two different sets of chromosomes are brought together. It may even perhaps be certain particular chromosomes in the respective sets which are responsible for the disturbance.

It is possible that the crossings made by CRANE and GAIRDNER (1923) with *Cochlearia danica* × *officinalis*, in regard to vitality of the gametes and the chromosome numbers of later generations may be like, what we find in *Viola*; unfortunately, however, nothing is stated as to

reduction division and chromosome number in the gametes. Investigation here seems to be hampered by the smallness of the chromosomes in question.

CROSSES XII—XVIII.

These 7 inter-specific crosses were not analysed beyond F_2, and will here be taken together. F_2 of crosses XII and XVIII were cultivated in 1923, the remainder in 1925. The diagram Fig. 103 shows the

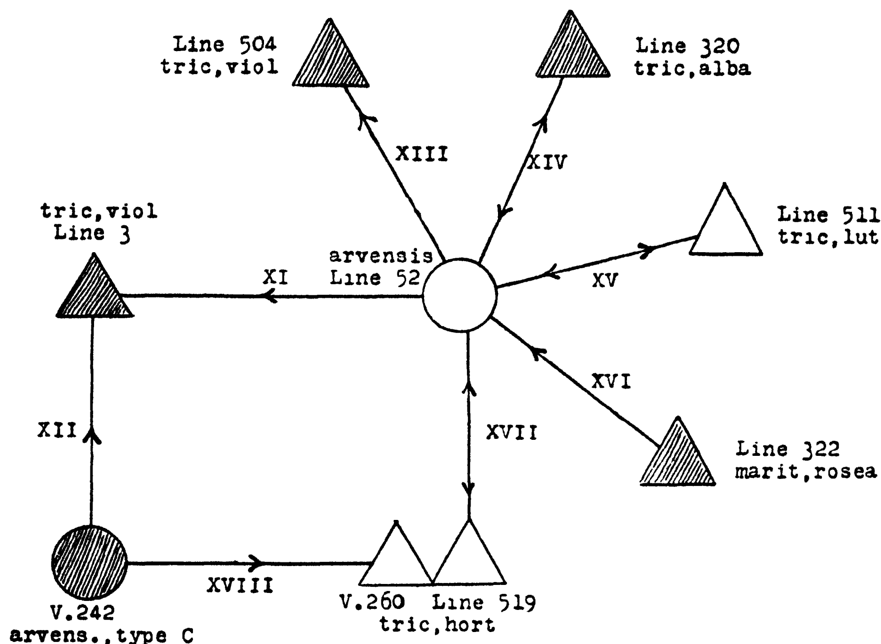


Fig. 103. Diagram of inter-specific crossings; (for explanation of signs see note to Fig. 15, p. 41).

crosses in question. The same *arvensis* type was used for the most part, and the *tricolor* types are the same as those used for the *tricolor* crossings dealt with in Chapter III.

a) SEGREGATION OF FLOWER COLOURING.

F_1 of the crossings is shown in Pl. II, Figs. 7—11. Figs. 7 and 8 are F_1 of the crossings with *tricolor, violacea,* Line 504 and *tricolor, alba,* Line 320 respectively. They were entirely alike in colour, and correspond altogether to F_1 of Cross XI. — Fig. 9 shows *arvensis* × *maritima, rosea,* Line 322. It is a trifle lighter in colour than the others,

possibly owing to the fact that the R gene is here only present heterozygotically. — Fig. 10 shows *arvensis* × *tricolor, hortensis*, Line 519. It was darker than the rest, which is doubtless correlated with the fact that it was heterozygotic in regard to all three modifying genes, i. e. was $M_1m_1M_2m_2M_3m_3$. It showed no trace of velvety colouring as did the corresponding F_1 of the *tricolor* crosses. This is doubtless due to the fact that Cross XVII was also Ww. — Fig. 11 shows F_1 of *arvensis* × *tricolor, lutea*, and differs from *arvensis* only in the yellow colouring, which extends farther down on the lower petal, though there is still a little border of yellowish-white left at the bottom. This then is the appearance of $LLWw$. — F_1 of Cross XII (*tricolor, violacea*, Line 3 × *arvensis*, Type C) resembled Fig. 7, but was perhaps a trifle darker. — F_1 of Cross XVIII (*tricolor, hortensis* × *arvensis*, Type C) was also evidently somewhat darker than Fig. 10, being described as violet. Crosses XIV, XV and XVII were reciprocal, XI, XII, XIII and XVIII only with *arvensis* as the male, while in Cross XVI, *tricolor, maritima* was the male. (The arrows in Fig. 103 show the direction in which the pollen was carried). In the reciprocal crosses, no difference was apparent between the two F_1, and the same applies to the numerical proportion in F_2. The number of F_1-plants in the different crosses may be seen from Table 74.

Table 75 shows the segregation of crosses XII—XVI and Table 76 a corresponding series of back crossings of F_1 to the *tricolor* parents in question; in the case of XVI, however, to *arvensis*. I will now sum up the information afforded by these crossings as regards the hereditary transmission of genes for flower colouring.

1) *Cross XII* answers in formula to Cross XI, F_1 being $LlWw$. The two crosses segregated, however, somewhat differently, XII having three times as many violet as yellow, whereas in XI there were equal numbers of each. (The same numerical proportion — abt. three times as many violet as yellow — was found in three other crosses, where also Type C was the *arvensis* parent.) Undoubtedly the process here taking place as regards elimination of chromosomes must be different from that in the crosses with Line 52, where we find no indication of any elimination of chromosomes with the L gene save in Cross XVI, where there are fewer yellow than violet and rose together. In other respects also, XII differs from the usual, there being no *velutina* aberrants in F_2. Possibly the M_3 chromosome found in Type C is itself descended from a *tricolor*. This would explain the fact of its failing to conjugate properly with the corresponding chromosome of Line 52 in Cross X,

where we did find *velutina* aberrants, and also its apparent conjugation with the chromosome from *tricolor*. In 3 other crosses of Type C with another *tricolor* type, I found, among 536 F_2-specimens, only 1 with a (faint) velvety spot on the upper petals; it seems, then, to be only exceptionally that crossings of Type C with *tricolor* produce aberrations in regard to the M_3 chromosome, while on the other hand, some L chromosomes disappear.

TABLE 74. *Number of F_1-plants.*

Cross	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
number of F_1-plants	6	35	63	61	30	38	1

2) *Cross XIII* answers in formula to XI. There are approximately equal numbers of violet and yellow. The elimination of the W gene is here very nearly 60 %, i. e. somewhat less than in XI. Back crossing (Table 76) seems to show that the elimination is here slightly higher, but agrees on the whole with the calculated values. Nor does there seem to be any difference in elimination of pollen and eggs. The number of *velutina* aberrants is relatively speaking about the same as in XI, viz. here abt. 2,4 %. The two types in the back cross were altogether definitely and sharply separated: pale violet is formed by union of LW, Lw or lW gametes from F_1 with lw gametes from *tricolor*, the violet type being formed of lw gametes from F_1.

3) *Cross XIV* answers to Crosses XI—XIII, inasmuch as F_1 here also has the formula $LlWw$, the only difference being that we have here a further segregation in respect of the basal genes (A) for the red and violet colourings. It appears that *arvensis* has three A genes, like *tricolor*, *hortensis*, Line 519, which is best seen from Table 77. The numerical values found are as near to those calculated as could be expected in an interspecific crossing. This strongly suggests that these genes are associated with chromosomes which conjugate with the corresponding chromosomes in *tricolor*. Table 76 further shows that in the back cross, 1/8th are green-stemmed, both where F_1 was used as the male and where it was used as the female parent. Elimination of the W gene is, judging from F_2, slightly in excess of 60 %; from the back cross, on the other hand, rather less. The back cross gives the surer determination. Elimination in ♂ and in ♀ gametes was as nearly as possible equal, insofar as the 38 F_1 pollen grains producing the 38

TABLE 75. *Flower colouring in F_2 of Crosses XII—XVI.*

		formula of F_1	*LlWw*	*LlWw*	$A_1a_1A_2a_2A_3a_3LlWw$	*LLWw*	*(Rr)LlWw*	ratio (60 % elimination of *W*)	
		no. of Cross	XII	XIII	XIV	XV	XVI		
stem	phenotypes	biotypes	*tric. viol.* × *arv.* Type C	*tric. viol.* × *arvens.* L. 52	*tric. alb.* × *arvens.* Line 52	*tric. lut.* × *arv.* L. 52	*arvens.* L. 52 × *marit, rosea*		in XV:
antho-cyanous coloured	yellowish white	*AW*	30 (97,2)	168 (737,8)	205 (701,0)	106 (97,6)	273 (601,8)	9 } 17	9
	pale violet	*AW+AwwLl*	60	581	434	—	305	8	
	rose	*Arrwwll*	—	—	—	—	22 } (141,6)	4	
	violet	*ARwwll*	40 (22,9)	162 (173,6)	194 (165,0)	—	148		
	bright yellow	*AwwLL*	13 (22,9)	174 (173,6)	198 (165,0)	165 (173,4)	137 (141,6)	4	16
		total	143	1085	1031	271	885	25	25
	velutina	$M_3m_3+m_3m_3$	0	27	23	1	1	—	
green	—	—	—	—	7 *alba* 5 mauve 1 *alba*-yellow	—	—	—	
		total	143	1112	1067	272	886	—	

TABLE 76. *Back crosses of Cross XIII—XVI to tricolor or arvensis.*

genetic formula of back cross			*LlWw* × *llww* and reciprocally			$A_1a_1A_2a_2A_3a_3LlWw$ × $a_1a_1a_2a_2a_3a_3llww$ and rec.			*LLWw* × *LLww* and reciprocally			*(Rr)LlWw* × *(RR)LLWW*	ratio (60 % elimination of *W*)	
stem	pheno-types	biotypes	♀ XIII F_1 × ♂ L. 504	♀ L. 504 × ♂ XIII F_1	total	♀ XIV F_1 × ♂ L. 320	♀ L. 320 × ♂ XIV F_1	total	♀ XV F_1 × ♂ L. 511	♀ L. 511 × ♂ XV F_1	total	♀ XVI F_1 × ♂ arv. L. 52		
colour-ed	yellowish white	*AWw*	—	—	—	—	—	—	6	9	15 (27)	97		1
	pale violet	*AWw+Llww*	129	95	224 (239,4)	213	22	235 (225,6)	—	—	—	23	6	
	violet	*Awwll*	93	82	175 (159,6)	125	16	141 (150,4)	—	—	—	—	4	
	bright yellow	*AwwLL*	—	—	—	—	—	—	53	67	120 (108)	—		4
		total	222	177	399	338	38	376	59	76	135	120	10	5
green	*alba*	*aaLl + aall*	—	—	—	28	2	30	—	—	—	—	—	
	mauve		—	—	—	16	3	19	—	—	—	—	—	
		total	222	177	399	382	43	425	59	76	135	120	—	

Table 75 and 76: The figures in parentheses are the calculated values with 60 % elimination of the *W* gene.

coloured back cross individuals can be taken as representing the standard for ♂ gametes.

TABLE 77. *Segregation of A-genes in Cross XIV.*

colouring of stem	*arv.* L. 52 × *tric. alba* F_2			XIV F_1 × *tric. alba* and reciprocally		
	observed	calculated	ratio	observed	calculated	ratio
anthocyanous	1054	1050,3	63	376	371,9	7
green	13	16,7	1	49	53,1	1
total	1067	1067	64	425	425	8

In these green-stemmed plants, however, there is a complication to be noted in this cross. In all the other crosses, also *tricolor*, *alba* × *tricolor*, *hortensis*, where we had as here 3 basal genes, all green-stemmed plants were also white-flowered, (or *alba*-yellow where these could occur). Here, in Cross XIV, a number of the green-stemmed plants were mauve-flowered, a queer pale mauve with the honey streaks and style spot toned down as in *alba* and *alba*-yellow. One of the darkest of these types is shown in Pl. II, Fig. 25. I am not in a position at the moment to give any satisfactory explanation of the occurrence of this type, as there are too few facts to go upon. It might be imagined that there was a special gene for colour with its own basal gene, *alba* perhaps having the basal gene, and *arvensis* the gene for colour. We should then in F_2 (Table 75) among the green-stemmed have 9 mauve : 7 *alba*, and in the back cross 1 mauve : 1 *alba* (Table 76); possibly however, the bleaching gene W will carry a part of the mauve over into the alba group, so that we should then have more *alba* than mauve on both sides. This problem can hardly be solved before I have succeeded in producing a constant 13-chromosomed mauve, green-stemmed plant, capable of crossing with *tricolor*, *alba*.

F_2 of Cross XIV gave only 1 *alba*-yellow among the green-stemmed, but if it is to occur in the same proportion here as in the anthocyanine, there should have been 2,5, so this cannot be said to be far out. The number of *velutina* aberrants agrees fairly well with that in Cross XIII.

4) In *Cross XV* there should, theoretically, be only 2 types produced: a yellowish-white (*LLWW* and *LLWw*) and a bright yellow *LLww*. The result answers to that we should expect, and there seems to be about 60 % elimination of the W gene in F_2. The types here are not altogether easy to distinguish, the heterozygotes having, as mentioned,

only a small yellowish white border left on the lower petal. In the back cross especially, the counting is difficult, as we have here only the yellow and the heterozygotes *LLWw*. From the count of the back cross, it would seem that in F_1, both in the ♂- and ♀-gametes, there was an elimination considerably above the 60 % where the proportion between the gametes should be 1 : 4. Probably, however, at the enumeration some heterozygotes have been attracted over to the yellow. Only 1 *velutina* aberrant occurred in 272 F_2-individuals. This is far below the figure for the previous crosses, and it seems, then, as if the M_8 chromosome in question from Line 511 must have been largely in agreement with the corresponding *arvensis* chromosome. The occurrence of this aberrant also shows that the *L* gene by its effect covers violet colouring.

5) *Cross XVI* also gave the expected types in F_2, but only very few rose. It is even possible that some of these were not really »rose», as there were some faint reddish white types that might have been confused with some of the pale rose and pale violet (*rrLlww*, *RLlww* and *Ww*). I therefore do not venture to take the number of rose as certain, but can only note that types did occur which *were* altogether undoubtedly rose, and that they occurred in very small numbers, which should perhaps be $^1/_{15}$ of the number of violet. From this it follows that *arvensis* must have one, possibly two, *R* genes. The number of yellow in this cross is somewhat smaller than the number of violet + rose, viz. 137 as against abt. 170. Presumably we have here also an elimination of some *L* gametes; this cross, however, also showed very marked irregularities in reduction division, with a considerable number of univalent chromosomes (Figs. 48—52). It was unfortunately so difficult to stain that rational cytological investigation was impossible. *Velutina* aberrants occurred in very small numbers, viz. 1 among 886; *maritima* must then be supposed to have a set of chromosomes *somewhat* different from that of *tricolor*, *typica*, though not more so than that the chromosomes can conjugate and the hybrids between them exhibit pure Mendelian segregation. The back cross (*maritima* × *arvensis*) × *arvensis* (Table 76, last column) gave two types: yellowish white and pale mauve. Among these there should be 4 biotypes, viz. *LLWW*, *LlWW*, *LLWw* and *LlWw*. This last answers to F_1 of Cross XVI, and is presumably the one which becomes pale mauve. But as *LlWw* plants can phenotypically appear as yellowish white, it is impossible to base anything on these figures. The elimination of the *W* gene amounts, according to the F_2-segregation, to a good 60 %, but we

have also evidently to reckon with an elimination of the *L* gene in a number of cases.

6) *Cross XVII* (Tables 78—81) is extremely complicated in regard to flower colouring, F_1 being $M_1m_1M_2m_2M_3m_3LlWw$. Furthermore, extreme drought and heat considerably modified the *velutina* colouring, and rendered the flowers smaller and paler; and by the middle of August, when the colours began to reappear, so many of the plants had faded that the count could not be repeated. There was, indeed, a sowing of over 1000 specimens which I could not count, because the flowering was partly over when I came to them. Nothing can therefore be based on the figures given in the tables; it is *the number of types* which is of importance here. The types being so numerous, the tables are so arranged as to give the *velutina* colouring in the form of a division running transversely to that of the other colours. Reciprocal back crosses are taken together, as the count is too uncertain to warrant any conclusions as to difference in transference of particular genes with pollen or eggs respectively. The back crossings (Table 79) were effected with the altogether recessive type *tricolor, hortensis*, so that the types in the tables answer to the gametes from F_1. For purposes of comparison, these gamete formulæ are given in Table 80 in the same way as in Table 79. With regard to the back crossing, it should be noted that a yellow type occurs. It must be in some of the *Llww* types that *L* acts as a dominant gene. In Cross VIII also (*tricolor, lutea* × *tricolor, hortensis*) the *L* gene appeared on the whole as a dominant gene. For the rest, we find all types of *velutina*, so that *arvensis* must possess all three *M* genes. It will be seen from Table 79, that the *W* gene cannot inhibit the *velutina*. In table 81, the two reciprocal back crosses are taken separately, with regard to the *L* and *W* genes. Presumably, the group »yellowish-white + pale violet» contains the plants with the *W* gene, and the »yellow» group at any rate the majority of the *wwLl* plants, while the violet group contains only those having neither *W* nor *L*. This last group is thus the most certain. The position generally is of course complicated by the fact that the effect of the *L* gene is enhanced when the plant lacks any of the *M* genes. In any case, there does not seem to be any definite difference between the two directions in the back crossing.

7) Table 82 shows the segregation in *Cross XVIII* (*tricolor, hortensis* × *arvensis, Type C*). Here, as in all crossings with Type C, we find a very great deficit of yellow. There are in all close on $^1/_4$ *velutina* individuals. In 1923, when this sowing was counted, I had not yet

Cross XVII: Segregation in respect of the flowering colours; tricolor, hortensis × arvensis : formula of $F_1 : M_1m_1M_2m_2M_3m_3LlWw$.

TABLE 78. *Segregation in F_2.*

phenotypes	bio-types	non-velutina	velutina 1	velutina 2	velutina 3	total
		....M_3	..$M_2m_3m_3$	$M_1m_2m_2m_3m_3$	$m_1m_1m_2m_2m_3m_3$	
yellowish white + pale violet	W + $wwLl$	643	114	—	—	757
yellow	$wwLL$	94	14	—	—	108
violet	$wwll$	166	56	7	1	230
	total	903	184	7	1	1095
		—	192 (m_3m_3)			—

TABLE 79. *The back cross F_1 XVII × tricolor, hortensis.*

phenotypes	non-velutina	velutina 1	velutina 2	velutina 3	total
yellowish white + pale violet	144	62	17	1	224
yellow	49	25	22	1	97
violet	175	66	39	14	294
total	368	153	78	16	615

TABLE 80. *The gametic formulæ of F_1 ex Cross XVII.*

genes	..M_3	.M_2m_3	$M_1m_2m_3$	$m_1m_2m_3$
LW+	..M_3LW	.M_2m_3LW	$M_1m_2m_3LW$	$m_1m_2m_3LW$
lW	..M_3lW	.M_2m_3lW	$M_1m_2m_3lW$	$m_1m_2m_3lW$
Lw	..M_3Lw	.M_2m_3Lw	$M_1m_2m_3Lw$	$m_1m_2m_3Lw$
lw	..M_3lw	.M_2m_3lw	$M_1m_2m_3lw$	$m_1m_2m_3lw$

TABLE 81. *Behaviour of L and W genes as indicated by reciprocal back crossings.*

phenotypes	biotypes	F_1 of *XVII × tric. hort.*	*tric. hort.* × F_1 of *XVII*
yellowish white + pale violet	WLl + Wll(?)	95 } 132	129 } 189
yellow	$wwLl$(?)	37 }	60 }
violet	$wwll$	135	159
	total	267	348

TABLE 82. *F_2 of Cross XVIII, flowering colours.*

non-velutina			velutina	total
yellowish white + pale violet	yellow	violet		
55	7	51	28	139

begun to make distinction between the different grades of *velutina*. Most probably, however, in this small number, there were only the types *velutina 1* and *velutina 2*.

b) SIZE OF PETALS AND LABELLUM.

The year 1925 was very unfavourable for investigation of size of petals, as the plants had very small flowers owing to the heat and drought that summer. There were thus extremely few with large petals. I give the figures very briefly in tabular form (Table 83). This shows the linkage between size of petals and size of labellum.

The back crosses (Table 84) gave no small-flowered plants, but only intermediate and large-flowered, which agrees with the supposition that the intermediates in F_2 are mainly heterozygotes (*Ff*) in regard to the inhibiting gene for size of petals. In these crosses, there should be both *Ff* and *ff* individuals, — intermediate and large-flowered respectively. Divergence from the 1 : 1 ratio is doubtless due to the

TABLE 83. *Segregation in respect of size of petals and labellum in F_2 of Crosses XIII—XVI.*

cross		XIII	XIV	XV	XVI
small-flowered + intermediate	without labellum	638	664	154	530
	with labellum	305	300	81	262
large-flowered	without labellum	28	22	6	33
	with labellum	141	81	31	61
	total	1112	1067	272	886
small-flowered + intermediate		943	964	235	792
large-flowered		169	103	37	94
	total	1112	1067	272	886
without labellum		666	685	160	563
with labellum		446	381	112	323
	total	1112	1067	272	886

TABLE 84. *Segregation in respect of the size of petals in the back crosses to the respective tricolor parents.*

cross	XIII F_1 × *tric. viol.* and reciprocally	XIV F_1 × *tric. alb.* and reciprocally	XV F_1 × *tric. lut.* and reciprocally
intermediate	183	285	70
large-flowered	216	140	65
total	399	425	135

TABLE 85. *Segregation of the style spot in F_2 of crosses XIII, XIV and XVI.*

cross	XIII		XIV		XVI	
style spot	observed	calculated	observed	calculated	observed	calculated
with	803	834	797	800,3	680	664,5
without	309	278	270	266,7	206	221,5
total	1112	1112	1067	1067	886	886

effect of other genes for size. In regard to these also, my parent lines were not all entirely constant, the absolute size of flowers varying, especially in Line 504 and Line 519. I had to use different F_1-plants for the reciprocal back crossings, and the segregation for flower size cannot therefore be taken as indicating how far the genes on which it depends are transferred equally with pollen and with eggs.

c) SEGREGATION OF STYLE SPOT.

The segregation in regard to style spot proceeded more or less normally in the ratio of 3 spot : 1 non-spot, as shown in Table 85. As will be seen from the table, there are too many non-spot in Cross XIII and too few in Cross XVI. In the back cross *XVI F_1* × *arvensis* on the other hand, there was a very nice segregation in the ratio of 1 : 1, viz. 61 spot to 59 without, making 120 in all. In Crosses XV and XVII, none of the F_2-plants had the spot.

Cross XVIII differed from the usual, as will be seen from the diagram in Fig. 15, p. 41. Here, the spot was recessive, and F_2 segregated in a proportion very much resembling 9 non-spot : 7 spot, which presumably, analogous to Cross X, represents a modification of 43 : 21, though the figures actually observed are somewhat far from the calculated values. On the other hand they are not so far from 1,39 : 1, which

would result from an elimination of the inhibiting gene *H* for style spot in abt. 29 % of the pollen mother cells, as found in Cross X, p. 45—46. The figures observed are given below:

	observed	calculated (ratio 43 : 21)	(ratio 1,39 : 1)
non-spot	74	93,4	80,6
spot	65	45,6	58,4
Total	139	139	139

d) NEW AND ABERRANT TYPES.

It was found that both the entirely *sterile* and the semi-sterile type (described on p. 87) as well as the *petaloid* and more or less *peloric* types occurred already in F_2 of Crosses XIII—XVII. The petaloid and peloric types were not found in Cross XI, F_2, but were doubtless overlooked until later generations were reached. Fig. 27, p. 58, shows, in the upper row, two petaloid flowers, and in the lower, two peloric. Table 86 shows the number of the aberrant types in Crosses XII—XVII. None were found in Cross XVIII. There were at any rate no sterile types in this cross. As will be seen from the table, they occur in rather small numbers, and there is no definite proportion. All are more or less abnormal, with impaired fertility. The steriles resembled

TABLE 86. *Aberrant types segregated in F_2 of Crosses XII—XVII.*

cross	XII *tric. viol.* × *arv. Type C*	XIII *tric. viol.* × *arvens.*	XIV *tric. alba* × *arvens.*	XV *tric. lut.* × *arvens.*	XVI *tric. marit.* × *arvens.*	XVII *tric. hort.* × *arvens.*
total number of individuals	143	1112	1067	272	886	1095
± sterile	4	16	21	5	8	21
± peloric	-	32	36	14	4	2
± petaloid	—	47	16	2	4	1

TABLE 87. *Sterile types in Crosses XII and XVII, form of leaves.*

cross	XII	XVII
sterile, entire	2	14
sterile, crenate	2	7
total	4	21

very much those in Cross XI, and here also occurred in different types: variegated and non-variegated, non-flowering and slightly flowering. In Cross XII and Cross XVII there were, further, sterile types with normally crenate leaves. The numbers of the two types will be seen from Table 87. Fig. 104 shows one of the sterile types with crenate leaves from Cross XVIII. The photograph was taken on the 5th of September, but there is still no indication of flower or bud on the plant. The same applies to the corresponding two individuals in Cross XII. And they have not at the same time become perennial, as they die off

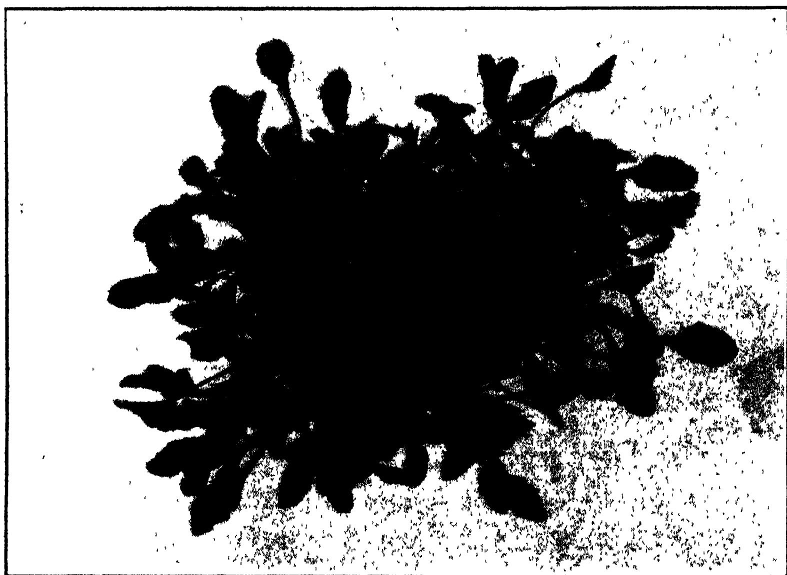


Fig. 104. Sterile plant, no flowers at all, leaves crenate. Cross XVII.

on the approach of winter. It is peculiar that one abnormity is often accompanied by others. This might seem to suggest that it is the elimination of certain chromosomes which gives rise to the abnormal types.

Finally, in Cross XVII, there occurred some more or less *double flowered* individuals, the stamina being transformed into petaloid organs, and the petals themselves being sometimes present in excess of the normal number. These types are known from of old, and have been used for cultivation. In WITTROCK (1897, p. 11) there is an illustration of one of these double Violas from abt. 1629. This character is, like so many others in *Viola*, highly affected by climatic conditions. At the close of July, it was hardly possible to discern a single

one of these plants. And even by the 15th, when the count was made, the number was estimated at only abt. $^1/_3$ of what it had been earlier. In F_2 of Cross XVII I found 7 out of 1095 plants with double flowers, and in the back cross of the corresponding F_1 plant with *tricolor, hortensis*, 12 double out of a total of 279 plants. This is the only one of the new aberrant types produced by back crossing, and at the present juncture I am rather at a loss to explain how such a large number of double flowered could arise in a back cross, unless the specimen of *tricolor, hortensis* used as the male plant had itself once been double-flowered, but was phenotypically normal at the time of crossing, possibly owing to removal under glass. We must at any rate assume the presence here of abt. 3 normal genes, all of which must be lacking in order to produce double-flowered individuals.

The *velutina* types in Crosses XIII—XVI must also be regarded as belonging to this category, but they have already been dealt with under the heading of flower colouring.

VI. INCREASE OF CHROMOSOME NUMBER IN INTER-SPECIFIC CROSSINGS.

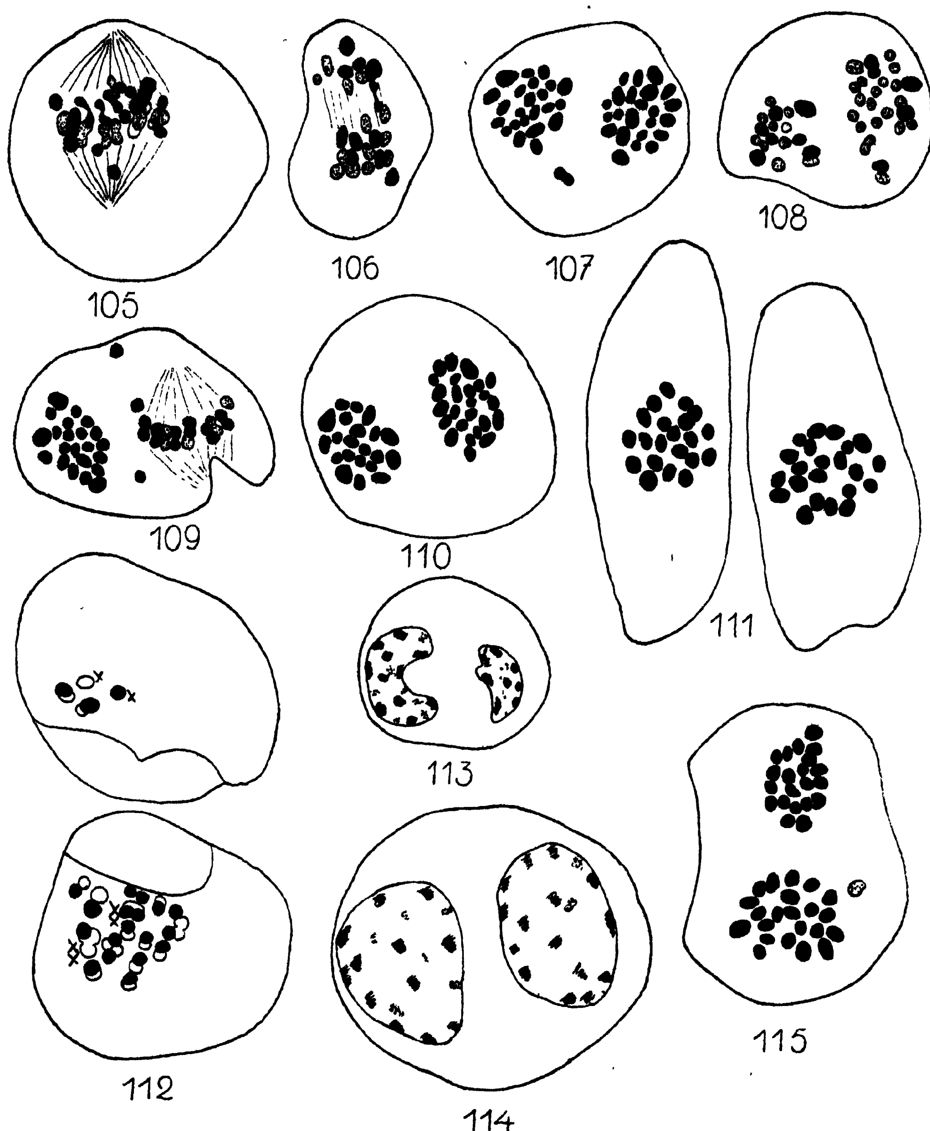
As already mentioned in a preliminary statement (J. CLAUSEN 1924) one of the F_1 plants of Cross XI, viz. V. 209—3, exhibited aberrant cytological conditions, leading to the formation of a new type with a higher chromosome number than either of the two parent species. This is the first time it has been possible, in the vegetable kingdom, to observe *how* such increase in chromosome numbers arose. There were already on record the classical instances of *Oenothera Lamarckiana gigas* (LUTZ 1907, GATES 1909), *Primula Kewensis* (DIGBY 1912), *Primula sinensis gigas* (GREGORY 1914) and finally *Saccharum officinarum* × *spontaneum* (BREMER 1923), but in none of these cases had the increase in chromosome number been actually observed »*in statu nascendi*». FEDERLEY on the other hand (1913) had, in the *Pygaera* hybrids, observed that the univalent chromosomes divided in the heterotypic metaphase, giving the homotypic daughter plates a far greater number of chromosomes than the parent species (up to twice the parent figure). He does not, however, appear to have made use of this discovery for an explanation of the phylogeny of chromosome numbers, partly perhaps because multiple series of chromosome numbers do not occur in the *Pygaera* species, and partly perhaps because the hybrids were not sufficiently fertile. WINGE's well-known theory (1917 and 1925)

of *indirect chromosome binding* was advanced entirely independently of the phenomena observed in FEDERLEY's interspecific crossings, being based on multiple series of chromosome numbers, and the inherent nature of the chromosomes to divide and conjugate. My observation of the increase in chromosome number in *Viola* confirms WINGE's theory as to the *manner* in which the increase takes place, viz. by division of univalent chromosomes which then, in the following generation, unite and form gemini. R. E. CLAUSEN and GOODSPEED have recently (1925) obtained, from a hybrid between *Nicotiana glutinosum* and *N. tabacum purpureum*, a tetraploid constant type, having in its sexual cells the sum of the chromosomes in the two parent species; these writers again, however, did not observe how the doubling took place.

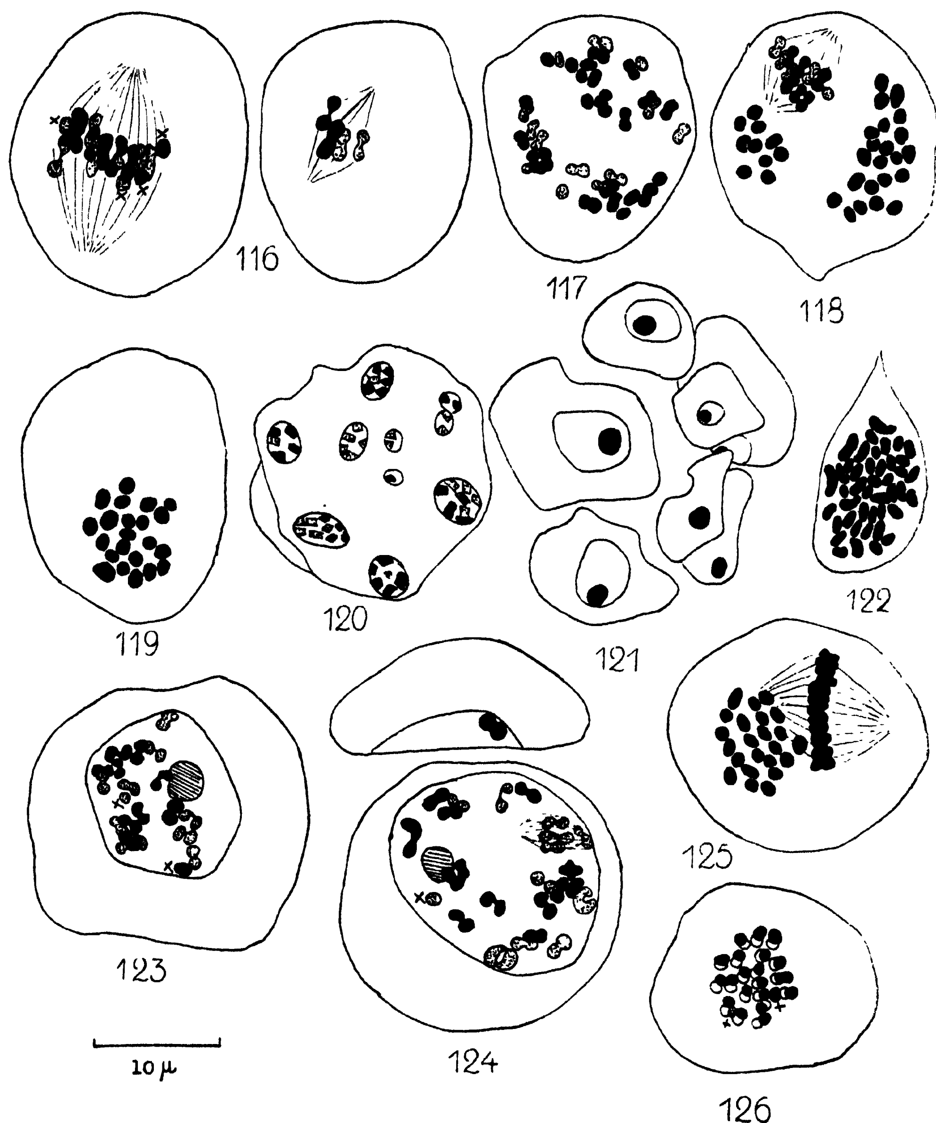
The *Viola* plant in question, V. 209—3, was highly irregular in its reduction division, more than most of the F_1 plants I have seen. In the same pollen sac, and mingled together, one could find the heterotypic meta- und anaphase, interkinesis, homotypic metaphase and tetrads. Altogether, it was difficult to stain. Many of the pollen mother cells became entirely black, and remained so despite all variations in staining and differentiation methods. There were on the whole few bivalent, fewer than the usual 13, but the number of bivalents also appeared to vary, as far as could be seen. In several heterotypic metaphases, viewed from the side, it was possible to observe how the univalent chromosomes divided. Fig. 105 shows one of these metaphases, where there are perhaps abt. 9 large bivalent, abt. 7 univalent, undivided, and abt. 5 small univalent chromosomes in process of division. It is not altogether easy to draw the line between the bivalent chromosomes and the univalent in division, as they vary somewhat in size. That there are, however, not always so many univalent chromosomes dividing is evident from Fig. 106, where we see, in a heterotypic anaphase, 15 undivided chromosomes at the one pole and only one in process of division between the plates. In the homotypic metaphase therefore, we find different numbers of chromosomes in the plates. Unfortunately, most of them are very dark, especially those with the smaller numbers. There was, however, one pollen mother cell with a remarkably handsome homotypic metaphase, reproduced in Fig. 107. In each of the two daughter plates there are 23 chromosomes, and furthermore, one chromosome is detached in the plasma between the two nuclei. There is here far more difference between the size of the chromosomes than is usual; there are perhaps abt. 12 of normal size and 34 small ones of half size, these last being presumably univalent

chromosomes which have divided. As we have in all 30 chromosomes introduced by the parents, and find here a total of 47 in the entire pollen mother cell, it follows that in this case 17 univalents must have divided. This led GATES (1924) to state the position as if it were the chromosome equipment of *arvensis* alone which had divided (»13 + 17 + 17, a condition of semi-tetraploidy»). Possibly he may have been induced to take this view by analogy from BREMER, who assumes a similar mode of formation for *Saccharum*. It would, however, be highly unnatural to assume that all the 17 *arvensis* chromosomes should split, while 12 out of 13 *tricolor* chromosomes conjugated one with another. And it is evidently only in a single instance that the chromosome number is increased by 17. At any rate, we do not always obtain the same number in the homotypic plates, as is already apparent from Fig. 106. Figs. 108 and 109 show two homotypic metaphases with abt. 23—25 and abt. 22 chromosomes respectively. It rather seems, however, as if there were many with about 20 or a little over. In the homotypic metaphase the chromosomes already once divided seem to divide again. The chromosomes here are very small, and owing to the difficulty of staining, hard to count; there do not seem, however, to be any undivided chromosomes remaining at the equator, and I have several times counted nearly 20 chromosomes at the poles. As moreover, the offspring of this plant raised by self-pollination showed an increased chromosome number, it is evident that the univalent chromosomes must have divided twice in close succession, as pointed out by WINGE (1925). That it is a *longitudinal division* and not a transverse division which has taken place in the heterotypic division may perhaps be taken for granted from the picture presented by the univalent chromosomes in division; it is typical for a homotypic division. A fragmentation of the chromosomes would hardly present such an appearance, and would certainly not occasion an increase in the number of gemini.

The material of V. 209—3 was fixed in 1921, but not investigated until 1923, after both F_1, F_2 and F_3 plants were dead. Thus there were not so many samples taken for fixing and sowing as would have been desirable. Of F_2 three plants were fixed, viz. V. 336—1, —2 and —3 (see pedigree p. 68). The two first were very irregular and difficult to stain, but in V. 336—2 one could count about 22—24 chromosomes in a homotypic metaphase; in V. 336—3 on the other hand, in two corresponding homotypic metaphases, 21 + 25 could be counted, i. e. presumably $2n = 46$ (Fig. 110): curiously enough the same figure as in the two handsome plates in F_1, Fig. 107. This is, however, doubtless



Figs. 105—126. *The reduction division in V. 209—3 and its descendants* (cf. Table 88, p. 121). (× 1800). (het. = heterotypic; hom. = homotypic; PMC. = pollen mother cells). Figs. *105—109: V. 209—3* (F_1); *105:* het. metaphase, univalent chromosomes splitting; — *106:* het. anaphase; — *107:* hom. metaphase, 23 + 1 + 23 chromosomes; large (undivided) + small (recently divided) chromosomes; — *108:* n = abt. 23; — *109:* n = abt. 22. *110: V. 336—3* (F_2); hom. metaphase, 2n = 21/25. *111: V. 615—1* (F_3); het. anaphase, 2n = 21/22; chromosomes almost of equal size. *112—114: V. 615—2; 112:* het. metaphase, possibly with trivalent chromosomes (marked ××); — *113* and *114:* PMC. of unequal size from the same pollen sac. *115: V. 615—4;* hom. metaphase, 2n = abt. 21 + 1 + 22.



Figs. 105—126. (*Continued*). Figs. *116*—*122*: *V.* *754*—*1* (F_4); *116*: het. metaphase, $18_{II} + 4_I$ at least (univalents marked ×); — *117*: transitory stage from interkinesis to hom. metaphase (incomplete); — *118*: hom. metaphase, with dwarf spindles, 22 + 10 + 11(?) chromosomes; — *119*: hom. metaphase, n = 22; — *120*: hom. telophase with many dwarf nuclei; — *121*: pollen heptad; — *122*: somatic cell division in basis of anther, 2n = 43. *123*: *V.* *754*—*4*; diakinesis, abt. 19 gemini + 2 univalents (×). *124*—*125*: *V.* *757*—*3*; *124*: diakinesis, 20 gemini at least + a group (shaded) of doubtful value; — *125*: hom. metaphase, n = 23. *126*: *V.* *757*—*4*: het. metaphase, 19 or $20_{II} + 2$ or 3_I.

a mere coincidence. It is hard to say what was the chromosome number of the gametes which formed V. 336—3 as there were numerous possibilities in F_1. With the irregular distribution 21/25 it could hardly have been 23 + 23 chromosomes, or at any rate not 23 + 23 homologous chromosomes.

Of the F_2 plants, only two from V. 336—1 and four from V. 336—3 were fixed. Of these, one of the former, V. 613—1 proved very irregular in divisions and difficult to stain, but it was nevertheless possible to see that it had a rather large number of chromosomes, viz. in the heterotypic anaphase abt. 17 + 17 large, undivided and abt. 10 divided, some of these still situated on the spindle. It must then presumably have had 2 n = abt. 39, and the F_2 plant from which it was derived must either have had many chromosomes itself or have increased the chromosome number by division of univalents. It seems then as if plants which have not sufficiently increased the number in F_2, endeavoured, even as late as in F_3, to repair the deficiency. As regards the plants from V. 336—3 on the other hand, I would refer to Table 88, showing the chromosome number in plants from V. 209—3. Although most of the plants in the homotypic metaphase showed chromosome numbers varying from 21—23, there is evidently none which has as yet attained *equilibrium* in regard to the number. The one which has attained farthest in this direction is presumably V. 757—3, which had only 1 univalent and presumably 23 bivalent chromosomes. In one diakinesis of this plant, there is a group, doubtless of bivalent chromosomes, which cannot be quite cleared up (Fig. 124), but there are 20 distinct gemini besides. In the heterotypic metaphase, we also find only 1 univalent chromosome. Where it was possible to observe the number of bivalents in the heterotypic division, I have always found a high value for this, far beyond the 5 or 6 found in V. 209—3 and also far beyond 13, as a rule over 18. It is not impossible that there may be trivalent chromosomes in the heterotypic metaphase. V. 615—2, Fig. 112 seems rather to suggest this. The chromosomes marked ×× in this figure point rather in this direction. There would indeed, be nothing really surprising in this, seeing that a number of the doubled *tricolor* and *arvensis* chromosomes are undoubtedly *somewhat* homologous, and could thus occasionally conjugate one with another.

A peculiar phenomenon was observed in V. 754—1, the chromosomes in the early homotypic metaphase being often found arranged in a peripheral circular zone with no very great interval between the

two homotypic plates (Fig. 117). In many cases also, this leads to great irregularities, more than two spindles being formed in the homotypic metaphase (Fig. 118). Fig. 120 shows what the homotypic telophase can look like in such cases, while Fig. 121 gives a corresponding

TABLE 88. *Chromosome numbers of plants descending from V. 209—3.*

generation	no. of plant	number of chromosomes			sown as no.	Fig.	remarks
		heterotypic division	homotypic division	2n =			
F_2	336—1	very irregular	—	—	V. 613	—	
	336—2	—	22—24	—	V. 614	—	
	336—3	—	21/25	46	V. 615	110	
F_3	613—1	abt. 17 + $^{1}_{2}{}^{0}$ + 17	—	abt. 39	V. 752	—	
	615—1	21/22	21/22	43	V. 754	111	
	615—2	abt. 18_{II} (possibly 2_{III}) + univalents	21, 22, 23	—	V. 755	112—114	very unequal sized PMC.
	615—3	-	—	—	V. 756	—	ill nourished PMC.
	615—4	—	21, 22, 23	abt. 44	V. 757	115	
F_4	754—1	$18_{II} + 4_{I}$ at least	22, 21	43	V. 861	116—122	dwarf nuclei in hom. methaphase
	754—3	—	—	—	V. 863	—	hexads are formed
	754—4	diakin: $19_{II} + 2_{I}$	—	40?	—	123	
	757—1	—	—	—	V. 867	—	ill nourished PMC.
	757—3	diakin: $20_{II} + 1_{I}$ at least	23	47?	V. 869	124—125	1 univalent in het. metaphase
	757—4	19–20_{II} + 2–3_{I}	22, 23	—	V. 870	126	
	757—5	22 (anaphase)	21, 22	—	—	—	PMC. deformed
	757—6	abt. 22/24	abt. 20/25	45-46?	—.		some approach to dwarf nuclei

pollen heptad. It is evidently possible for this to give rise to irregularities in the genetic conditions, and this, as we shall presently see, is also the case. In the heterotypic division, no irregularity of this kind was discernible, as may be seen from Fig. 116. The chromosome number was n = 43 (Fig. 122). Many pollen cells were, however, regular in

division, as shown in Fig. 119. In V. 754—3 I have also observed pollen hexads.

It is interesting to note that the split chromosomes do not continue smaller in size than the undivided. In F_2, V. 336—3, there was already very little difference apparent in the size of the chromosomes (Fig. 110) and in F_3 and later generations the difference has entirely disappeared, or is at any rate no more pronounced than may be found among a set of one of the pure species *arvensis* or *tricolor*, possibly even hardly so much. (Figs. 29—31.) We find then, that the chromosomes grow large again even after an additional division. And we cannot therefore draw any conclusions in phylogenetical respects from the volume of the chromosomes themselves. On the other hand, where it is a question of *long* or *short* chromosomes as in *Crepis* (ROSENBERG 1918), *Carex* (HEILBORN 1924) and in *Secale* (GOTOH 1924) there may doubtless be a possibility of the short having arisen by transverse division of longer ones.

Another characteristic feature accompanying the increase in chromosome number is the occurrence of *large pollen mother cells*. This is correlated with the fact that the cells in general in types with increased chromosome number are larger than those of the initial types.

What type of inheritance can we expect to find in plants with such cytological conditions as these? Since some of the chromosomes have been doubled and others not, we must look for a mixture of constant intermediate and alternative inheritance (FEDERLEY 1913). As the F_2 types are presumably formed by rather different gametes, we cannot expect that all the offspring series should exhibit like conditions, and as moreover, chromosome elimination occasionally takes place, we can also look for irregularities on this account. It is almost impossible to determine what are the characters in regard to which there is constant intermediate, and which will give alternative heredity, as a number of plants can even in F_2 already become constant by ordinary Mendelian combination. In F_2 also the conditions are incalculable, as the divisions in V. 209—3 proceeded in several different ways. It is only in the offspring series from F_2 plants that we can trace a definite line. The F_2 segregation of V. 209—3 is therefore also noted together with the other F_2. The pedigree is shown on p. 68.

The segregation for flower colouring in F_2 is shown in Table 51, p. 71, V. 336. There are remarkably few yellow in proportion to the violet, and we find no fewer than two *velutina* aberrants. The segregation for size of flowers is shown in Table 61, p. 80. Here we find a

remarkably large number of large-flowered and intermediate plants. The segregation in regard to labellum is shown in Table 63, p. 83. We find here comparatively few with labellum. Segregation for style spot, however, is the most striking of all, from the very fact that this character is so easily determined. It will be seen from Table 66, p. 86, that there are 37 with spot to 2 without, which doubtless means that a large number of plants have already in F_1 doubled the chromosome to which the gene for style spot is attached.

Of F_2, three plants were gathered for further cultivation, but as the offspring in the two first of them showed reduced vitality (when the time approached for counting, there were often not more than 10 % of the plants left alive, the remainder having succumbed, apparently to the attacks of black leg). I have during the last two years only proceeded farther with the offspring of V. 336—3 which in contrast to the others showed remarkable vitality. I will therefore in the following only make brief mention of the two first.

V. 336—1 was the most remarkable, and perhaps the handsomest and most elegant type of all the F_2 segregations in the year 1922. It had extraordinarily long internodes, long narrow leaves and stipules, and also very long petioles (abt. 7 cm) which broke off easily at the axils, just as in *Viola Munbyana*; large and very narrow petals, yellowish white with a velvety spot at the tip of the two upper petals. F_3 and F_4 retained most of these characters, but there was at any rate segregation in regard to size of flowers and style spot, but as the total number of plants counted in each sowing only varied from 2 to 39, from abt. 175 and abt. 300 seeds sown respectively, I have not thought it necessary to give these figures. Pl. II, Fig. 26 is a reproduction of a rather small-flowered type of F_4. V. 336—2 was also a *velutina* aberrant, but not nearly so handsome and elegant as the foregoing. It was cultivated only as far as F_3, in which there were 6 plants in all.

V. 336—3 was described as »large-flowered, without labellum, yellowish white flowers, upper petals violet-edged, with spot, petals broad». About 200 seeds were gathered from this plant after self-pollination. Later observation of pressed material showed that while the petals were certainly large, the sepals were particularly long, and about the same size as the petals themselves, so that it should properly have been entered as »intermediate». The same applies to all subsequent offspring of this plant. In the relation between sepals and petals, they always resemble F_1; only in the late summer can the petals become a little longer than the sepals. The labellum also was constant.

In reality it answers also to F_1 in this respect, having slightly more labellum than *arvensis*. The style spot again was constantly present from the very first, and the same applies to the broad petals. Altogether, there is something pansy-like about this type, as may be seen from Pl. II. Figs. 28—29. Only the *velutina* aberrants produced had narrow petals (Pl. II, Fig. 27). As early as August 1923, before I knew anything of the increase in chromosome number, it was noted about V. 615 (F_3) that the plants were very strong and large, and the herbarium material shows the same thing, especially in the very large, long leaves and thick stems. While all these characters evidently exhibit a high degree of constancy, segregation took place in F_3 in respect of flower colouring. It was, however, only the bleaching gene *W* which showed segregation, the *L* gene having likely disappeared, so that V. 336—3 must altogether have had the formula *FFBBSSllWw*. Presumably the supposed gene *G* for size of flowers, and for labellum, has also been doubled, so that the total effect of this and of the inhibiting genes for size of flowers and labellum would be $= F_1$. The absolute size of the flowers should then be correlated to the general *gigas* character of the plants, and is perhaps itself a consequence of the polymerisation of several size genes affecting the plant as a whole. The *W* gene is really the only one known not to have been doubled in V. 336—3. Table 89 shows the segregations with regard to this gene in the later generations. Segregation proceeds normally, analogous to what we find in Table 56, p. 74. The three types were rather difficult to distinguish one from another, but constant sowings of *WW* and *ww* were also found. Pl. II, Fig. 28 shows a flower (yellowish white, mauve border, presumably of a *WW* plant) from V. 757. In all *WW* plants, the flower becomes more or less mauve bordered before it fades, often even more than is shown in this figure. Fig. 29 on the same plate shows a flower from a *ww* plant of V. 869. The plants of V. 868 could not be classified with any certainty, but ranged from »yellowish white, mauve border», to »violet».

Both V. 756 and V. 870 had considerably smaller flowers than the others, and were poor in growth, but with a thick stem. All the others, and especially V. 757 and V. 869, showed powerful growth.

The offspring of V. 754, which showed marked irregularities in the homotypic metaphase and in tetrad formation (Figs. 116—122) also gave unexpected results in regard to the morphological characters. The plants in V. 754 were *WW*, but in F_5 there was segregation for this gene, as will be seen from the following.

V. 861 (sown from V. 754—1) was mainly yellowish white with pale violet border; there were, however, 4 plants of a rather dark violet, and also one of the sterile type with entire, non-crenate leaves and dark violet flowers. There were altogether 30 plants in this sowing, none showed particularly powerful growth; all had the style spot.

TABLE 89. *Segregation of the flower colouring in offspring of V. 336—3.*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of plants			total
	no.	phenotype		yellowish white, mauve bordered *WW*	light violet *Ww*	violet *ww*	
F_3	336—3	yellowish white, violet edged	V. 615	23	48	37	108
F_4	615—1	yellowish white, violet edged	V. 754	22	—	—	22
	615—4	light violet	V. 757	26	75	23	124
	615—3	violet	V. 756	—	—	20	20
F_5	757—1	yellowish white, violet bordered	V. 867	160	—	—	160
	757—2	light mauve	V. 868	×	×	×	62
	757—3	rather dark violet	V. 869	—	—	159	159
	757—4	dark violet	V. 870	—	—	58	58

TABLE 90. *Velutina types in offspring of V. 336—3.*

generation	the mother plant		no. of sowing	number of plants		total
	no.	phenotype		non-velutina	diffusely mauve + velutina	
F_3	336—3	yellowish white, *non-velutina*	V. 615	99	9	108
F_4	615—2	yellowish white, *velutina*	V. 755	3	30	33
F_5	755—1	yellowish white, *velutina*	V. 864	—	103	103
	755—2	yellowish white, *velutina*	V. 865	—	128	128

V. 862 (sown from V. 754—2). Total 121 plants, very powerful, doubtless all *WW*. The variation found is doubtless due merely to difference in age of the flowers. There was, however, one plant *without* style spot! V. 754—2 was not cytologically investigated, as the fixation had not been effected at a suitable stage.

V. 863 on the other hand (sown from V. 754—3) showed unquestionable irregularities. There were in all 183 plants in this sowing, most of them large and very powerful plants, 18 however being dwarfish types, very weak as to flowering, and sterile. I did not succeed in obtaining a single seed from these dwarfish plants. A large number were light violet; and this could hardly be due solely to difference in age of the flowers. In all probability, these were *Ww* plants.

There were among the offspring of V. 336—3 also some *velutina* types with narrow petals. Table 90 shows the occurrence of these. Pl. II, Fig. 27 is a reproduction of one of these *velutina* aberrants. They resemble altogether the corresponding types with normal chromosome number previously mentioned, and it is highly probable that the same genes have been eliminated in both cases. The 9 *velutina* in V. 615 are doubtless new aberrants. The *velutina* colouring is modified somewhat, but as a rule there was a definitely marked, diffuse mauve colouring remaining on the same spot, so that the type could be recognised. Save for V. 615, no violet plants were found in the sowings noted in Table 90; the others were evidently WWm_3m_3.

Save for the segregation in regard to flower colouring, and the marked aberrations in the offspring of V. 754, the new type must be said to be morphologically constant, and differs in various characters from *Viola tricolor* as well as from *V. arvensis*. It could not be placed from the handbooks, and if found growing wild would certainly be regarded as new. I will therefore give a survey of its peculiarities. For the sake of convenience, I will in the following call the type *Viola hyperchromatica*, in consideration of its increased chromosome number.

Its *life cycle* itself differs at once from that of *arvensis* and that of *tricolor*, inasmuch as it takes far longer in development than either of these. It was sown in a hot frame together with the others in March, and came up and was planted out with them. But while *arvensis*, under these conditions, was in full flower by the beginning of June, and *tricolor* in July, *hyperchromatica* did not attain full flower until August, and remained strong and luxuriant when most of the other types had fallen.

Its rosette leaves are reniform, whereas those of *tricolor* are as a rule ovate-cordate (Fig. 127).

The vegetative organs are extraordinarily powerfully developed. Stems very thick. Fig. 128 shows transverse sections of main stems of

arvensis Line 52 (a), *hyperchromatica* V. 869 (b) and *tricolor* Line 504 (c) magnified to the same degree. The difference is very striking, and can also be seen from the short part of the stem in the photo Fig. 131. The number of vascular strands, on the other hand, is not essentially greater than in the initial species.

Another characteristic feature in *V. hyperchromatica* is the *extreme brittleness of the stems*, which are easily snapped, far more to than in *tricolor* and *arvensis*. This is presumably due in part to the comparatively few vascular strands, but more especially also to a *difference in the anatomical structure* of the medullary rays. Fig. 129 shows a cross section of the medullary rays in *arvensis* (a), *hyperchromatica* (b) and *tricolor* (c). Both *arvensis* and *tricolor* have, in continuation of the xylem of the vascular strands, a distinctly marked stereome of wood parenchyma, in three or four cell layers, with greatly thickened cell walls and rounded cell cavities; *hyperchromatica* on the other hand, has only a single layer of these cells, not much thickened, while the cell cavity itself is not rounded but angular. This is a very peculiar and very conspicuous anatomical difference; a new formation, one might say, in the new type.

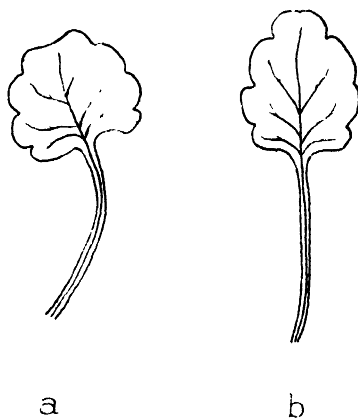


Fig. 127. *a:* rosette leaf of *V. hyperchromatica; b:* d:o. of *V. tricolor.*

The leaves of *hyperchromatica* are about twice as thick as those of *arvensis* and *tricolor*. Fig. 130 shows in section, leaves of *hyperchromatica* (a) and *tricolor* (b). It will be noticed that there are the same number of cell layers in both types, but in *hyperchromatica*, all *the cells are twice as large* as those in the *tricolor* leaf. Quite externally also, *hyperchromatica* will be seen to have larger, and more especially longer leaves than *tricolor*, as is also apparent from Fig. 131, and can be seen in dried specimens from the very first years. I have already mentioned the *size of flowers*, which will best be seen from Fig. 131.

The flower itself is most like a highly magnified *arvensis* with broad petals. Compared with *tricolor*, we find again a characteristic difference in the relative length of the sepals.

Structure of style and *stigma* will be seen from Figs. 132—34.

Fig. 132 shows *arvensis* in oblique frontal and in side view. The large, open stigma, facing down towards the pollen chamber, will be noticed.

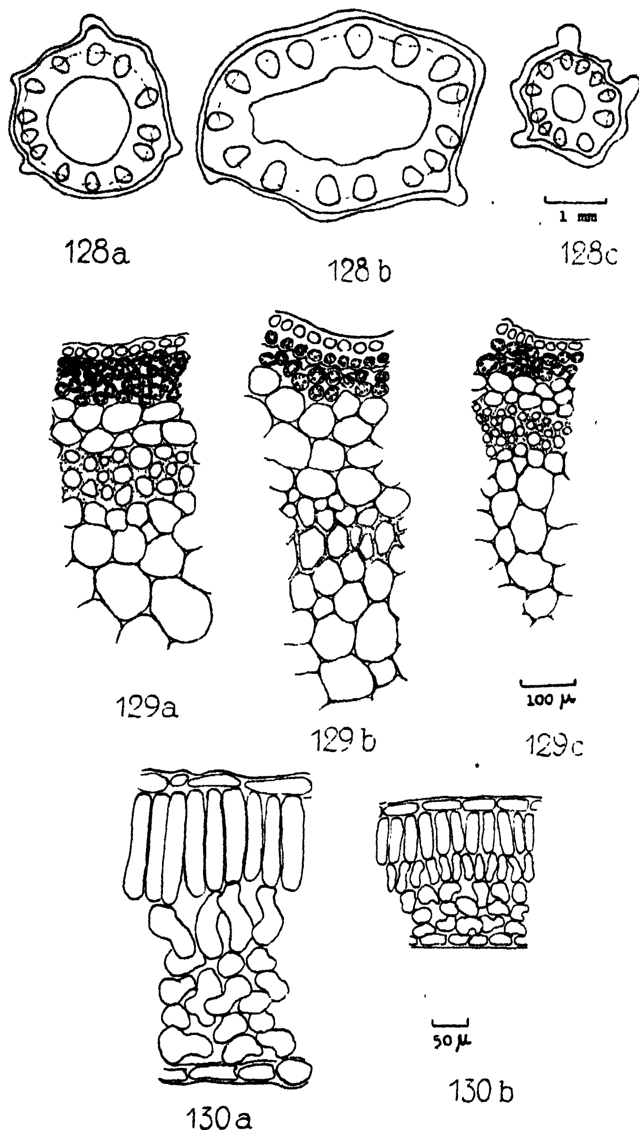


Fig. 128. Cross section of stems in outline; — *a: V. arvensis;* — *b: hyperchromatica;* — *c: tricolor;* the dotted line indicates a ring of stereome (all × abt. 8). *129:* Cross section of medullary rays; — *a: arvensis;* — *b: hyperchromatica;* — *c: tricolor* (all × abt. 70). *130:* Cross section of leaves; — *a: hyperchromatica;* — *b: tricolor* (both × abt. 100).

The labellum is of altogether minimum size. In *tricolor*, Fig. 134, we notice the small aperture formed by the stigma, its direction, pointing obliquely forward, (this is best seen from the underside of the style) and the well-developed labellum. *V. hyperchromatica*, Fig. 133, on the other hand, is in these characters far more like *arvensis*. The labellum is not very large, though slightly larger than in *arvensis*, and the stigma points more forward. This notwithstanding, *V. hyperchromatica* is a *spontaneous self-pollinator.*

As regards the *pollen grains*, *hyperchromatica* is again an inter-



Fig. 131. Shoots with flowers of *V. tricolor*, Line 504 (left) and *hyperchromatica*, V. 657 (right).

mediate form; *tricolor* has pollen with 4 germinating pores, *arvensis* Line 52 has pollen with 5 and 6 in about equal numbers. *V. hyperchromatica*, on the other hand, has about equal numbers of 4- and 5-pored pollen, and, as will be seen from Fig. 135, the grains are somewhat larger than in *tricolor*.

All this rather inclines me to consider *V. hyperchromatica* as a parallel to a *nova species* produced by interspecific crossing. Whether it would be able to hold its own in competition with the other species it is hard to say. Probably, nature has already tried it before, and given it up; yet who knows but that it might, under different natural conditions, especially climatic, be capable of maintaining its existence

and even taking the place of others? In any case, it is of great interest theoretically, to find that we can, by interspecific crossing, produce a type with a new chromosome number, far higher than that of either of the parent species, and differing, moreover, characteristically from these not only in the *combination* of morphological characters, but also in details of anatomical structure. It seems to me that *V. hyperchro-*

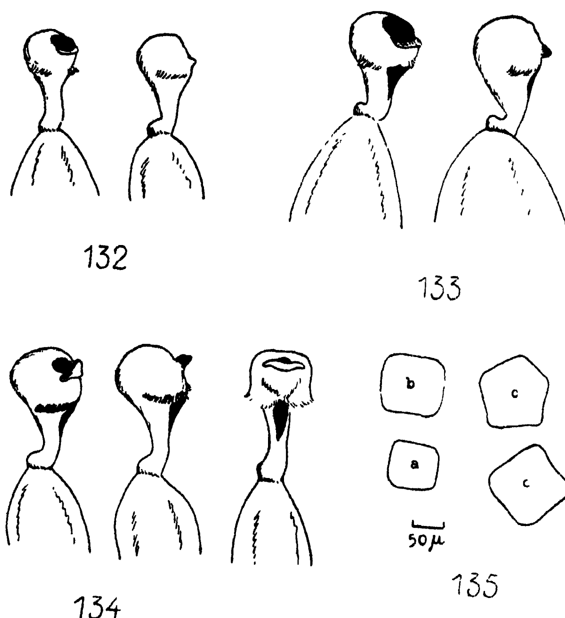


Fig. 132. Style and stigma of *V. arvensis* in oblique frontal and in side view (× 9). *133:* do. do. of *hyperchromatica* (× 9). *134:* do. do. of *tricolor*, in oblique frontal view, in side view and entirely frontal. Note the small aperture of the stigma compared with that in *arvensis;* also size of labellum and style spot (× 9). *135:* Outline of pollen grains; — *a: tricolor, lutea;* — *b: tricolor, hortensis;* — *c: hyperchromatica.*

matica thus provides experimental evidence in support of LOTSY's theory of *species formation by hybridisation* (LOTSY 1916). It is not constant as yet, and it is *polytypic*, but possibly the species have, in certain cases, differentiated out from a polytypic aggregate of individuals with certain features in common, which rendered them qualified to survive in competition under certain conditions.

The known cases of chromosome doubling may conveniently be classified under two heads, viz.:

1) Those arising from the doubling of two sets of non-homologous chromosomes brought together in a species hybrid and,

2) Those arising from the doubling of two homologous chromosome sets, thus giving four homologous sets.

There are of course transitions between these extreme cases, while again it is not always *all* the chromosomes which are doubled; I think, however, that the mode of division is very important for an understanding of the further career of the new type. *Viola hyperchromatica* is itself one of the transition cases, since the chromosome sets of *arvensis* and *tricolor* are *somewhat* homologous one with the other.

FEDERLEY'S *Pygaera* crossings (1913) correspond rather to the former type. He found here a somewhat varying number of gemini, but always very few. In *Smerinthus populi* × *austauti* (FEDERLEY 1915), on the other hand, there were many bivalent and only very few univalent chromosomes.

The increase of chromosome number noted by BREMER in a hybrid between *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum* very much resembles what we find in *Viola*. *S. officinarum* has, according to BREMER, n = 40, and *S. spontaneum* n = 56. The hybrid has n = abt. 68. In the diakinesis of the hybrid, many of the chromosomes appear to be of double type. BREMER regards it as most likely that the hybrids are formed by haploid *officinarum* and haploid *spontaneum* gametes, but that the chromosomes of the egg-cells split during fertilisation, giving the hybrid 2 × 40 *officinarum* and 56 *spontaneum* chromosomes (p. 308) and that subsequently, in reduction division, in the hybrid, the 56 *spontaneum* chromosomes unite with 56 *officinarum* chromosomes, 28 from each of the two sets, while the remaining 12 + 12 *officinarum* chromosomes pair off together (p. 325). It seems to me far more reasonable to suppose a state of things entirely analogous with that of *Viola*: 28 *saccharum* chromosomes can, in reduction division of F_1, unite with 28 *officinarum* chromosomes and form 28 bivalent. The remaining 12 *officinarum* and 28 *saccharum* chromosomes split. This brings the haploid figure up to 68 or thereabout. If BREMER'S illustrations are from the F_1 generation, then it is of course highly remarkable with the numerous apparent bivalents in the diakinesis; BREMER believes he has found, in Fig. 88, p. 305, at any rate 50 chromosomes of a bivalent character. Now in *Viola*, it is not uncommon to find the univalents in the diakinesis of F_1 constricted (Fig. 49) so that it may be practically impossible to distinguish the univalent from the bivalent; and we might well suppose something

similar in the case of *Saccharum*. I mention this merely as a possibility, since it seems to me rather unnatural to suppose that the *officinarum* chromosomes must at all costs conjugate with the *saccharum* chromosomes, if there are 2 sets of perfectly homologous *officinarum* chromosomes in the hybrid.

Primula kewensis (fertile) n = 18 is hardly, as FARMER and DIGBY (1914) suppose, a product of cross-segmentation of chromosomes in the sterile *P. verticillata* × *P. floribunda*. FARMER and DIGBY's measurements themselves indicate the reverse, as the chromosomes have retained their shape. Their volume, on the other hand, is doubtless correlated with the nutrition-physiological conditions in the pollen mother cells. It may, as I have found in *Viola*, differ, and that to a very great extent, in different flowers from the same plant (see for instance Figs. 73 and 74, p. 91). Whether doubling took place in the vegetative cells during reduction division, we do not know at all, but it seems at any rate to have done away with the sterility noted in the case of the 9-chromosomed hybrid. According to the investigations of PELLEW and DURHAM (1916) *P. kewensis* exhibits, when sown, a degree of constancy remarkable in a species hybrid. This very strongly suggests that doubling has resulted in its having 9 bivalent *verticillata* and 9 bivalent *floribunda* chromosomes. But the whole of this *Primula* question might well call for more thorough and rational investigation.

ROSENBERG (1917, p. 168) has investigated a hybrid, *Hieracium excellens* × *H. aurantiacum*, produced by OSTENFELD (No. 48 a, OSTENFELD 1910, p. 264). This hybrid was found to possess a higher chromosome number than that usually observed in the two parents, viz. 22—24 gemini and 6—8 univalents. *H. excellens*, according to ROSENBERG, has 18 bivalent + 6 univalent chromosomes, whereas *aurantiacum* has 2 n = abt. 36, and in the reduction division bivalent and univalent chromosomes, the exact number is not known. The formation here of more gemini than in the parents must presumably, as ROSENBERG observes, be due to some of the extra chromosomes from one »species» uniting with some of the extra chromosomes from the other; it must here be remembered, however, that the initial types themselves are to be regarded as species hybrids of an early generation. as their chromosome number fully shows. The hybrid in question then, will thus be rather a quadruple bastard. On the other hand, a type such as *Hieracium lacerum* (ROSENBERG 1917, p. 189—190), if not fixed by apogamy, would doubtless have produced a type tetraploid in relation to itself. The type of division in the pollen mother cells of

H. lacerum must be regarded as a transition type between the semi-heterotypic division (l. c., p. 202) and the typical equation division, which produces the »indirect chromosome binding». Figs. 23 c and 24 in ROSENBERG's work actually show *first* divisions in the pollen mother cells, which are good illustrations of »indirect chromosome binding», being complete equation divisions. Whether the pollen mother cells complete a second division is here of no importance. The main thing is that reduction fails to take place, and that the univalent chromosomes might obtain partners by equation division.

The tetraploid *Nicotiana* (R. E. CLAUSEN and GOODSPEED 1925) was produced from a *glutinosum* × *Tabacum*, *purpureum* hybrid (12 × 24 chromosomes) and had n = 36, with full conjugation in the heterotypic metaphase. Whether doubling took place in a sector of the »partially fertile» F_1 plant, or during reduction division, giving this plant, like my V. 209—3, a mode of division differing from that of other F_1 plants, is not known. From a purely genetic point of view, and as regards the chromosomes, the result in any case will be entirely the same, whichever process may have taken place. A new type has been formed. with 12 *glutinosa* and 24 *purpurea* chromosomes in all the generative cells, and a new term in the multiple series of chromosomes numbers. F_2 behaves practically speaking like a constant type, and resembles F_1. This agrees with the supposition as to this chromosome formula.

Whether *Oenothera Lamarckiana*, *gigas* should come under the first or second of the main groups it is hard to decide. It depends on what *Lamarckiana* itself is, and opinions are very divided as to this. Most now agree, however, that *Lamarckiana* is a heterozygote kept constant by the fact that both the homozygotic combinations perish (RENNER 1916). These are supposed to be represented in the 50 % germless seeds. *Lamarckiana*, *gigas* appears as a double *Lamarckiana* (VAN OVEREEM 1923, p. 20—21) in anatomical, cytological and genetic respects. VAN OVEREEM found that abt. 100 % of the seeds had germ. But *gigas* has, in *all* its gametes, the entire double constitution of *Lamarckiana* (*gaudens* + *velans*) so that none of the zygotes could ever contain only the one *Lamarckiana* complex. *Lamarckiana gigas* must therefore contain 2 complete sets of *Lamarckiana* chromosomes. Whether the diploid gametes on which it was presumably first founded were formed by division of univalents in the heterotypic division, or by fusion of the two daughter nuclei in the homotypic metaphase, as observed by LJUNGDAHL (1922) in *Papaver somniferum* ×

P. orientale, is not known, but in either case, the result in reality would be a complete set of *all* the *Lamarckiana* chromosomes.

The tetraploid types arising from two already homologous chromosome sets often seem to be subject to irregularities, owing to the numerous possible methods of combination between the chromosomes.

Primula sinensis, gigas, $n = 24$ is, at any rate according to the description given by GREGORY, (1914, p. 485—86) not constant: »In the course of breeding in the direct line from these plants, the recessive types have from time to time appeared». BELLING (BELLING and BLAKESLEE 1924, p. 61 footnote) believe to have found tetrasomes here just as in tetraploid *Datura*.

Solanum nigrum, gigas (WINKLER 1916) likewise does not seem to be altogether regular in reduction division (l. c., p. 441). At any rate, vegetative reversions to the diploid chromosome number arise (WINKLER 1922) while the aberrant types produced in STOPPEL's back crossing of the tetraploid *nigrum, gigas* with the pure line whence it was derived (WINKLER 1922) show that chromosome aberrations must take place, owing presumably to the abundant possibilities of conjugation.

BLAKESLEE and BELLING have in *Datura* found tetraploid types, and the cytological conditions in these have been far more closely investigated than in other tetraploid plants experimentally produced. These tetraploid types arise more especially after exposure to cold (BELLING and BLAKESLEE 1923, p. 110) possibly as a result of »non-reduction» i. e. a splitting of all the chromosomes in the heterotypic metaphase in stead of reduction. This process of »non-reduction» was of frequent occurrence in haploid plants, even without exposure to cold, and fairly frequent in triploid, but rare in diploid and very rare in tetraploid. In haploid plants, the process must be regarded as an »indirect chromosome binding» analogous to the corresponding process in interspecific hybrids. In the tetraploid plants, the chromosomes unite in quadrivalent chromosome groups; in the triploid they form trivalent groups. Owing to non-disjunction in these groups, the chromosomes are distributed somewhat irregularly in the tetraploid plants (BELLING and BLAKESLEE 1924, p. 64). Elimination of chromosomes also occurs l. c., p. 67). Altogether, these tetraploid types seem, however, to be fairly constant.

F. v. WETTSTEIN's production of polyploid moss types (1924) by EL. and EM. MARCHAL's regeneration method gave an interesting result: a *genus hybrid* like *Physcomitrella patens* × *Funaria hygrometrica* was found capable of forming octovalent hybrid types which would

thus have to contain 4 *Physcomitrella* and 4 *Funaria* chromosome sets; regeneration in pure lines, however, would go no farther than to quadrivalency. It seems then as if an organism could hardly continue to exist when it contains more than 4 *identical* chromosome sets, possibly owing to the very fact that there are so many possibilities for conjugation.

On the whole, I think we may say that the doubling of chromosome numbers produced in plants, where the two haploid sets of chromosomes are already practically identical and where conjugation is already perfect, is of small importance in biological evolution, partly because no new combination takes place, and partly because the tetraploid types arising from such types are not stable, but sooner or later revert to the diploid original type, whereas on the other hand tetraploid types produced by doubling of specifically different chromosome sets in F_1 of an interspecific crossing will form cytologically stable types, at the same time affording a constant new combination of the characters in the two different species. The difference between these two cases may be shown schematically as below, where the capital letters indicate chromosomes, identical capitals standing for homologous chromosomes:

1) $\frac{ABCD}{ABCD} \times \frac{EFGH}{EFGH} \twoheadrightarrow ABCDEFGH$ (doubling) $\twoheadrightarrow \frac{ABCDEFGH}{ABCDEFGH}$

(bivalency) (univalency) (bivalency)

2) $\frac{ABCD}{ABCD}$ (doubling) $\twoheadrightarrow \frac{AABBCCDD}{AABBCCDD}$ (quadrivalency).

(bivalency)

There are all possible transition forms between these two extremes, more or fewer of the chromosomes brought together showing complete or partial conjugation, and where the stability of the newly formed type is not complete. FEDERLEY'S *Pygaera* hybrids are, up to now, the crossing most nearly approaching case 1. In all other species hybrids mentioned, with complete or partial doubling of the chromosome set, there seem to have been a number of bivalent chromosomes in F_1.

The *impulse* to doubling of one or more chromosomes can evidently arise in different ways, either by external influence (temperature and the like: *Datura*, BLAKESLEE 1922, *Hyacinthus*, DE MOL 1923) or by the juxtaposition of heterogeneous chromosomes in one cell. Disturbance in chromosome equilibrium seems often to be a contributory cause. BELLING and BLAKESLEE (1924, p. 67) state that in the tetraploid types,

splitting of all chromosomes without reduction in the heterotypic metaphase is more frequent in types with 4 n + 1 and 4 n + 2 chromosomes than in 4 n types.

Full confirmation of WINGE's hypothesis should doubtless be sought in the crossing of species so alien to each other that they form a sterile or almost sterile F_1 where chromosome conjugation is altogether lacking. Should there occasionally be formed, from one of *these* hybrids, gametes capable of continued existence, there is reason to believe that they are produced by the splitting of *all* the univalent chromosomes in certain of the pollen mother cells. It is doubtless under such circumstances that we should look for the stable new species with *constant intermediate inheritance* after interspecific crossing (FEDERLEY 1913). It is in hybrids of such types as *Digitalis lutea* × *purpurea* (HAASE-BESSELL 1916) and *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea* (KARPETSCHENKO 1924) that we may look to find such conditions, and it would therefore be most important to investigate a large number of *almost* entirely sterile hybrids. In the meantime, however, *Viola* serves well enough to confirm that indirect chromosome binding really does take place, and that this phenomenon can give rise to a very considerable increase in the chromosome number. Actual species formation we may expect to find of very rare occurrence; we may perhaps have to make one particular crossing heaps of times before we succeed in getting an F_1 plant in such a state as to form diploid gametes capable of life, and able in turn to form tetraploid individuals[1].

VII. DISCUSSION.

Several phenomena of more general interest have already been touched upon in the foregoing, and I will therefore refer but briefly to these:

1) On pp. 97—99, for instance, it is noted that morphologically pure parent types are segregated after the interspecific crossing *V. tricolor* × *arvensis*.

2) New combinations are segregated after interspecific crossing, so that the hybrids must exchange the chromosomes of the parent species,

[1] *Note in proof*. Recently, E. TSCHERMAK and H. BLEIER (1926) have found that the genus hybrids *Aegilops ovata* × *Triticum dicoccoides* and *T. durum* (n = 14 × 14 chromosomes), though generally sterile, occasionally produce fertile, constantly intermediate *gigas* types. BLEIER found in F_5 and F_6 that these fertile types were tetraploid, having 28 nicely bivalent chromosomes. Unfortunately, also here the process of increase in chromosome number has not been observed.

or their genes respectively (p. 99). These conditions in themselves suggest that the species characters here at any rate are associated with the chromosomes and not with the cytoplasm.

3) It has been mentioned that 3 out of the 4 univalent chromosomes from *arvensis* in the species hybrid evidently do not differentiate the type (p. 95) and that possibly this might be due to the chromosomes in question being in reality duplicates as regards their content of morphologically differentiating genes.

4) Further, I have on p. 92 dealt with some cases of complete or partial sterility, where the sterility itself is by no means conjoined with marked cytological disturbance. On the contrary, the divisions proceed, in many instances, with great regularity.

5) In Chapter VI, the facts relating to an increase of chromosome number, experimentally produced by interspecific crossing, are further discussed, and it is shown how the split chromosomes, after a couple of generations, attain such a size that they can no longer be distinguished from the undivided ones (p. 122).

6) The difference between cases where an increase of the chromosome number arises from doubling of two specifically different, non-homologous chromosomes sets, and those where two chromosome sets already homologous are doubled to make 4 homologous sets, is discussed on pp. 135—136.

There remain, however, various features which for clearness sake may best be treated here.

7) *Phylogeny of the chromosome numbers.* In determination of the phylogeny of species, the chromosome numbers may count for something, as the chromosomes themselves are relatively constant elements which, as regards their shape, retain their individuality even when passing over into an entirely different organism, as shown for instance very finely by SEILER's researches with *Phragmatobia fuliginosa* (SEILER 1925) and those of COLLINS and MANN with *Crepis setosa* × *capillaris* (1923). It is therefore very important to study how new chromosome numbers arise, and the various crossings have furnished several hints in this respect.

a) My experiments have shown that it is possible, by crossing two 17-chromosomed *arvensis* varieties, to produce a new, 16-chromosomed, constant and fertile type. The new type is produced by aberration, and differs exceedingly in appearance from the two original varieties (Pl. II, Fig. 3). The importance of such aberrations in the formation of species is discussed on pp. 53—54.

b) I have further shown that by crossing the 13-chromosomed *V. tricolor* with the 17-chromosomed *V. arvensis* a new, constant 14-chromosomed type is produced (i. e. one situated between the two parent species in regard to chromosome number). This type is not yet altogether constant in morphological characters, but possesses at any rate one character not found in any other *Viola* species, in that the two lateral sepals are petaloid (Pl. II, Fig. 21). The whole of this question is discussed on p. 100.

c) Furthermore, by crossing the same two species with 13 and 17 chromosomes, a new type, called *Viola hyperchromatica*, has been formed, which must be regarded as a parallel to a »*nova species*» produced by interspecific crossing. It has a higher chromosome number (21—23) than either of the parent species, and this is produced by *indirect chromosome binding* (WINGE). It differs in several characters, both generally morphological and anatomical, from the parent species. Flowers of this type are shown in Pl. II, Figs. 28—29. It is polytypic, even on its first appearance (p. 130) but the types have nevertheless many characters in common, exactly as in »good» species (described and further discussed pp. 126—130).

These three examples show three different ways in which types with new chromosome numbers have been produced, viz. by *minus aberration* after crossing of varieties, by *segregation* after crossing of species, and by splitting of univalent chromosomes and subsequent *indirect chromosome binding* after interspecific crossing.

For purposes of comparison, I have determined the chromosome numbers of several *Viola* species. A detailed account of these investigations will be published later on. I will here merely give a few figures. It appears that the *Viola* species comprises both a 6 series and a 10 series with some few aberrations, but these last are always just next to one of the figures in the main series, as is often the case also in other genera. The figures found by MIYAJI (1913) in 10 other *Viola* species fit in nicely among these two series. Table 91 gives the chromosome numbers found here:

The *V. palustris* hybrid mostly resembled *palustris*, and was collected as such, but afterwards found to be a hybrid. *V. palustris* itself has presumably $n = 24$. The process which took place in the heterotypic metaphase of this hybrid answers to the indirect chromosome binding, but will hardly lead to a figure above 24. — *V. silvestris* RCHB. was also investigated, and proved very different from *Riviniana*, but as, in contrast to this last, we find only 4 to 5 pollen mother cells in each

pollen sac, it has not yet been possible to determine the number with certainty. It has far fewer chromosomes than *Riviniana*, presumably n = 10. — Whether *Munbyana* belongs to the 6 or the 10 series is not easy to determine; the figure fits in with either series, but the species is probably more nearly related to *calcarata*. — Again, it is not easy to say definitely whether the chromosome numbers of *cornuta* and *orthoceras* are derivatives of 12 or of 10. — In the *Melanium* section,

TABLE 91. *Chromosome numbers in 23 Viola species.*

section	6-series		10-series	
	n =	species	n =	species
Nominium	12	*epipsila* LEDEB.	10	*mirabilis* L., *stagnina* KIT., *odorata* L., *hirta* L., *silvestris* RCHB.?
	$12_{II} + \frac{24}{2}$	*palustris* × *epipsila*		
	36	*canina* RCHB.	20	*Riviniana* RCHB.
Dischidium	6	*biflora* L.	—	—
Chamaeme-lanium	12	*rugulosa* GREENE	—	—
Melanium	11	*cornuta* L., *orthoceras* LEDEB.	10	*elegantula* SCHOTT., *declinata* W. et K., spec. »*Valderia*» from Alpes maritimes.
	13	*tricolor* L., *alpestris* DC.		
	17	*arvensis* MURR., *rothomagensis* DESF.	20	*calcarata* L.
	18	*Kitaibeliana* ROEM. et S.	30	*Munbyana* BOISS. et R. var. *Battandierii* (W. BCKR.)
	24	*lutea* HUDS.	—	—

I had a 12-chromosomed species, *V. athois* W. BECKER, but as this was procured from a garden, and was evidently not pure in point of species, having doubtless not more than 11 bivalent chromosomes, I have not included it among those here given. The same applies to numerous other types from botanical gardens; there were nearly always quite pronounced irregularities in the chromosome distribution. — The pansies cultivated at the present day also exhibit irregular distribution of chromosomes. There are usually from 22 to 26 chromosomes in the homotypic metaphase, and they thus agree in chromosome number mainly with *lutea* HUDS.

Without going further into these points, it may be said that aberrations from the series occur more especially in the *Melanium* section, where fertile hybrids are most frequent. As far as my experience goes, it is possible to cross most of the *Melanium* species noted one with another, though the crossing *elegantula* × *Munbyana* has hitherto proved a failure; KRISTOFFERSON however (1923) has effected the crossing *tricolor* × *Munbyana* (13 × 30 chromosomes). I have hybrids of *lutea* × *Munbyana*, *cornuta* × *elegantula*, *tricolor*, *hortensis* × *lutea* HUDS.; and have also seeds of *arvensis* × *Kitaibeliana*, *arvensis* × *rothomagensis* and *tricolor* × *alpestris*. It is by no means impossible that the species formation at any rate here has been produced by hybridisation. It is a feature in *Viola* that gametes with rather different chromosome numbers can go on living (possibly owing to the high degree of polymerism by which the necessary genes for vitality are duplicated, cf. p. 55) and there is therefore a possibility of obtaining other chromosome numbers besides the cardinal numbers. Nevertheless, it appears as if there cannot be any great aberration from the cardinal numbers, possibly because this would disturb the harmony within the chromosome sets to too great an extent. *V. hyperchromatica* itself is very close to the 24 ($n = 22$—23). The somewhat higher chromosome numbers can perhaps take a greater divergence from the cardinal number than the lower ones.

V. arvensis might be imagined to be a minus aberrant from the very similar, though smaller *V. Kitaibeliana*, and *tricolor* a plus aberrant from some unknown 12-chromosomed type. Possibly however, both *arvensis* and *tricolor* may be segregation types from some crossing between two other species, perhaps oriental. I could imagine, for instance, that the region from the Balkans to the Caucasus would be the centre of formation for most of the *Melanium* Violas, as we find here a much greater number of different *Melanium* species than anywhere else in the world. *V. tricolor* and *arvensis* might then be supposed to have migrated thence and established themselves throughout Europe, spreading now further into places where the white race advances. Unfortunately, it proved very difficult to obtain seeds of the different *Viola* species from the natural state. Dr. G. VORONOV, of the Tiflis Botanical Garden, and Prof. A. ERNST, of Zurich, have very kindly furnished me with seeds of some of the species noted in Table 91, for which I beg to express my sincerest thanks.

8) *Segregation in regard to species characters.* Many cases of segregating species hybrids are already known. The best analysed of

these appear to be BAUR'S crossings between various *Antirrhinum* species (BAUR 1924), HERIBERT-NILSSON'S *Salix* crossings (HERIBERT-NILSSON 1918) and TINE TAMMES' *Linum* crossings (TAMMES 1923). The two first mentioned writers have found several mendling gene *differences* between the species in question. The *Viola* crossings have similarly shown that the three characters which not only the systematists, but also Nature itself, plainly reckon (J. CLAUSEN 1922, p. 398) as the most important for distinction between *arvensis* and *tricolor*, viz. the smallness of the petals in *arvensis*, its lack of the labellum, and the yellowish white of the petals again, are all determined by Mendelian genes, viz. *F*, *B* and *W* respectively, which can separate and again combine. In the segregation mechanism, however, these three genes differ from ordinary mendling genes, the two former being joined together by genetic linkage, i. e. according to the MORGAN hypothesis, attached to the same chromosome, while the last is eliminated with one of the chromosomes in abt. 60 % of the pollen mother cells in F_1. It is interesting to find here a mechanism evidently tending to maintain the purity of the species. And here also we have evidently the genes for the three principal species characters associated with the chromosomes and not with the cytoplasm. In course of time, as it becomes possible further to analyse the species differences, the question of the hereditary importance of the cytoplasm is plainly thrust farther and farther off into a hypothetical distance where it becomes impossible to determine whether it plays any part or not. At present, the importance of the cytoplasm in heredity seems at any rate to be limited to such characters as variegation and the like. Apart from the three true species genes here mentioned, there are a number of other gene differences between *arvensis* and various types of *tricolor*. All have shown Mendelian segregation, sometimes slightly modified by eliminations. There is hardly any reason to suppose that genus and species characters should behave differently from the variety characters in regard to the genetic foundation (cf. WINGE 1923, p. 209—210).

9) *Why do species retain their purity in a state of nature?* In view of the fact that comparatively many constant types have been segregated by interspecific crossing between *tricolor* and *arvensis* both as regards morphological characters and chromosome numbers, it is peculiar that Nature gives us in most places pure *tricolor* and pure *arvensis*. It is doubtless impossible at the present juncture to give any satisfactory explanation of this; I would here only point to some facts which may possibly be of importance in this connection.

a) The feature above noted, that species characters are determined by genes predestined to reproduce, by the segregation mechanism, one or other of the pure species.

b) That the two species in a natural state have each its own optimal type of soil and are therefore as a rule only able to cross on the boundary lines of their respective areas of distribution. (J. CLAUSEN 1922, p. 403).

c) That most of the segregated types cannot, even in experimental plots, compete with the pure *arvensis*, which is of far stronger growth. If the field be left to itself but for a single month, seedlings of *arvensis* will have sprung up and covered many of the experimental plants, despite the start given to the latter. Most probably, Nature has already tried out all possible combinations and found those we know as *tricolor* and *arvensis* most suited to present conditions of life (cf. HERIBERT-NILSSON 1918, p. 141, TURESSON 1922, p. 343).

d) Possibly there may also be a certain degree of harmony between the chromosomes of the individual species; a harmony which is disturbed by the juxtaposition of the two heterogeneous chromosome sets in the hybrid. In this way it might be imagined that combinations of the chromosomes of the pure species alone were the most stable (cf. p. 102).

Nevertheless it is peculiar that despite the segregation of very hardy, cytologically constant types like V. 759 (p. 100) which we should think would be able to hold their own in competition, I have not yet succeeded in finding, in a natural state, any stabilised type with other chromosome numbers than 13 and 17. Even a highly deviating *maritima* type from Læsø, an isolated island in the Kattegat, had 13 chromosomes; and an *arvensis* type from Caucasia, found among a consignment of *Kitaibeliana* seeds, and differing not a little from the Danish *arvensis*, also had 17.

10) Another point to which I would call attention is that of the *incalculable constellations* which often occur in interspecific crossings. One or two such cases regarding the gene and inhibiting gene for style spot have been mentioned on pp. 86—87, and the segregation of a pure green-stemmed type with mauve flowers is referred to on p. 107. But the segregation of the style spot in all crossings with *arvensis*, Type C (Diagram Fig. 15, p. 41) is also in reality a feature which, though it *may* perhaps for the moment be explained from our present working hypotheses, is nevertheless thus complicated to such a degree as almost to transcend the bounds of a natural explanation. There is much in

these conditions which resembles chemical reactions where the introduction of a substance slightly different in structure may give the process an entirely different course from what is usual. If the genes are attached to the chromosomes so that the reaction standard of the individual depends on processes taking place with the nucleoproteids, and if interspecific crossing brings together chromosomes with rather heterogeneous nucleoproteids, it is not unlikely that this might effect an essential alteration in the reaction.

11) It is altogether characteristic that the *detachment of a chromosome* can produce exactly the same effect as if the type had become recessive in regard to a certain gene. This applies for instance to the *arvensis* aberrant (Pl. II, Fig. 3) which has lost a chromosome and assumed precisely the same appearance as an m_3m_3 plant. We have here in reality a case of »presence-absence». I do not mean, however, that recessive genes as a rule are attended by a material deficiency in the chromosome, but would rather say that the dominance of a gene in relation to another generally means that there exists, in the chromosome in question, a certain definite foundation answering to the dominant gene concerned, a foundation which, together with given other constellations in the individual, is capable of imparting to the latter a particular differentiation, *whereas this foundation is lacking* in the recessive type. As to the nature of this foundation, we can have no idea; it might perhaps be a certain kind of albumin molecule or something similar; MORGAN'S researches in *Drosophila*, however, seem to show that it is *localised in a certain part of the chromosome in question.* There must of course also be a »something» in the corresponding part of the corresponding recessive chromosome, but it is at any rate *inactive* (WINGE 1923, p. 213), incapable of differentiating the individual; and whether it can be called a gene at all (in MORGAN'S sense of the word) is perhaps doubtful. Possibly this »something» can, by alteration (mutation), a chemical transposition or the like, become a differentiating gene; i. e. an allelomorph to the original dominant gene. On the whole, however, the mutations seem to effect an alteration from a more dominant and epistatic to a more recessive and hypostatic gene in the same series of allelomorphous genes (cf. BAUR'S series *Pal, J* in *Antirrhinum* 1924, p. 128 ff.) and must thus be something which takes place in regard to the *dominant* gene. It is therefore highly probable that the foundation of the entirely recessive »gene» is something *essentially different* from that on which the dominant is

based, and that we can thus in this sense say that the dominant type contains *more* genes than the recessive.

Attention is now and then called to the fact that dominance in most cases is not complete, the heterozygotes in regard to one particular gene being intermediate between the two homozygotic types, though approximating at times more to the one or the other. And this is regarded as proof that there exists a gene with a certain definite action or effect, answering to one of these two types, and another gene similarly answering to the other. I cannot see why this should be so. There is nothing whatever to prevent one of the two parent types in this case also from having a gene, while the other completely lacks anything that can be called a gene in the corresponding part of the chromosome in question, always provided that the effect of a gene can be doubled when it is twice present. An *L* gene in *Viola*, for instance, is not strong enough in its effect for a single dose to cover the violet colouring; a double dose is better, but the further addition of one or two *W* genes will be better still. Which of the two homozygotic types in such case has a gene the other lacks, cannot be determined by a single crossing. In organisms where a true diallel crossing between different types can be effected, however, it will doubtless be possible in most cases to determine the position. In *Viola*, for instance, the diallel crossing with *tricolor* shows that the violet colouring is contingent on the presence of the M_3 gene, which neither covers the effect of any other gene giving yellow nor acts as an allelomorph to any such, since the m_3m_3 plants are not yellow at all, but *velutina* violet. On the other hand, if we assume that the yellow type, apart from all the others, possesses a further gene (*L*), this would be in accordance with all the facts revealed by the crossings in question. All genes in *Viola* are so designated that we can always give the recessive gene the value 0 without affecting the result. I have used the term »epistatic» for such superior genes as *L*, though they are not completely epistatic until the *L* gene is homozygotically present.

12) It is remarkable that the wild *tricolor* and *arvensis* contain several more dominant genes — genes superior in their effects — than types which have been under cultivation. *V. arvensis* indeed, which has undoubtedly the greater vitality and the wider range of distribution, contains, in this sense, several genes which the wild *tricolor* does not possess, viz. at any rate A_3LWBF. The fact that *tricolor, lutea,* is nevertheless inferior in vitality to *tricolor, violacea*, though containing the *L* gene which the latter does not possess, is doubtless correlated with

the frequent association of the *L* gene with an *arvensis* chromosome crossed into the chromosome equipment of *tricolor*, which thus becomes slightly less harmonious in composition than before. In *Antirrhinum* also, the wild types contain a far greater number of dominant genes than the cultivated forms. BAUR (1924, p. 92) gives an impressive list of over 30 genes in regard to which the wild types are all dominant. We find the same thing in *Drosophila*, where the mutants are also recessive in relation to the wild. A number of *Drosophila* mutants, however, have been described as dominant, but it is remarkable that here, the presumed dominant homozygote simply does not exist. The same holds good of the one dominant mutant found in *Antirrhinum*, mut. *crispa* (*Cri*) (l. c., p. 108). To my mind, this mode of designation is misleading, since the homozygotic dominant type, whose existence is thus asserted, is not known to exist at all. It seems to me more natural to regard the heterozygotic mutants in question as intermediates between a *homozygotic normal type* (i. e. the wild) with two dominant »normal genes» and a *lethal type* lacking both these »normal genes». Save for the very doubtful exceptions here mentioned, mutations in the two organisms best investigated up to date, viz. *Antirrhinum* and *Drosophila*, all tend, it would seem, in the direction of the more recessive and hypostatic, depending apparently upon a loss of genes. I think then, we may say that none of the mutations hitherto known have enriched the world with a *new* dominant gene; practically all, indeed, have led to a loss of such. With regard to the *minor mutations* in *Antirrhinum* and *Linum*, BAUR (1924) and TAMMES (1925) do not state whether they are recessive or dominant. It will doubtless also be hard to determine; and it seems to me, that with such slight differences as here in question, it must be very difficult to make sure that the initial material was itself sufficiently homozygotic in this respect. It is at any rate remarkable that the mutations further described by BAUR occur for the most part immediately after crossing, and in the offspring of the complex heterozygotic, chimæra-like, striped flowered *A*. 2.

In view of these facts, it must be admitted that mutations do not seem to afford an explanation of the evolution; or at any rate. it would mean an evolution from the more dominant to the more recessive, as mutations occasion far more loss than gain — if any gain indeed there be. And as the recessive types generally have less power of resistance than the dominant, the final result would be the reverse of encouraging to contemplate. LOTSY's crossing hypothesis (1916, 1925) can explain evolution (in the sense of *new combination*) at any

rate within one and the same genus; but it requires, like the mutation hypothesis itself, the assumption that there originally existed a great number of dominant genes distributed at any rate between two initial types. The crossing hypothesis seems, however, to lead farther, and to explain more, than the mutation hypothesis, as it can also, in conjunction with WINGE'S hypothesis of indirect chromosome binding after interspecific crossing, and subsequent formation of a new term in a multiple series of chromosome numbers, explain the phylogeny of chromosome numbers themselves, and is in this respect supported by experiment. The facts I have ascertained in the case of *Viola* seem also in the main to argue in favour of the crossing hypothesis, at any rate as regards this genus; LOTSY (1915, p. 219) has also pointed out the same thing. Nevertheless we must probably admit that experimental biology is not at the moment in a position to furnish any adequate explanation of the phenomena of evolution, though it can offer some hints in this respect.

VIII. SUMMARY.

1) The present study is based upon the counting of some 20,000 individuals from 28 different crossings. It comprises 8 crossings between different *tricolor* varieties with abt. 330 F_1 individuals and the counting of some 5600 F_2+F_3 plants, 7 crossings between *arvensis* varieties with abt. 225 F_1 individuals and counting of abt. 3000 $F_2 + F_3$ individuals; also 8 different interspecific crossings, all between varieties of *arvensis* and varieties of *tricolor*; F_1 here consisted of some 300 plants, F_2 of abt. 4850, while of F_3, F_4 and F_5 some 4050 specimens were counted. Furthermore, 5 different back crossings of F_1 to one of the parent species were made, and the segregations from this gave some 1700 plants, i. e. in all, some 10,900 plants from the interspecific crossings. To these must be added the cultures of pure lines and other species and types. And the crossings here mentioned also include a far greater number of individual crossings. Several of the crossings from the earlier years have not been published, as the initial material was found to have been insufficiently pure. The research was commenced in 1919, but did not proceed rapidly until after 1922.

2) The cytological results in the present work are based on close examination of some 1400 preparations from suitable stages, comprising various species and types and many different plants from the crossings. The number of specimens fixed was over 600.

3) The diallel method of crossing was used in regard to qualitative differences, and proved very valuable for effective analysis of material comprising several *types*.

4) 10 genes for flower colouring were found, some of them polymeric (pp. 12—14). *V. arvensis* (Pl. II, Fig. 6) is the more dominant of the two species, and the most recessive type is a deep velvety red bordered *tricolor* (a deeper red than Pl. I, Fig. 14). The transformation from this colouring to the yellowish white of *arvensis* is due to a long series of genes, viz. two polymeric ones, changing the colour from velvety *red* to velvety *violet* (or purple) Pl. I, Fig. 1, three epistatic genes inhibiting the velvety colouring and turning the type violet (Pl. I, Fig. 13), one gene which, when homozygotically present, turns the violet yellow (Pl. I, Fig. 4) and one which turns the full yellow to a yellowish white (Pl. II, Figs. 6 and 14). This last is specific for *arvensis*. Finally, there are three polymeric basal genes for the violet and red colourings. Where all basal genes are lacking, the flower becomes either pure white (*alba*, Pl. I, Fig. 2), or *alba*-yellow (Pl. I, Fig. 17) provided that it contains the gene for yellow. No linkage has been found to exist between any of these genes, but in the case of many genes it would be difficult in any case to demonstrate linkage, owing to the high degree of polymerism.

5) Three distinct genes for style spot were found (possibly allelomorphous), also one complementary gene for one of these two, and two complementary inhibiting genes for another (pp. 14, 42). The combined action of these genes complicated the segregation in respect of style spot, so that there is a possibility of the following numerical values, which have also been realised in the actual results, save for such modifications as are occasioned by chromosome eliminations in some of the crossings:

$$\frac{\text{with spot}}{\text{without spot}} : \frac{3}{1}, \frac{9}{7}, \frac{21}{43}, \frac{7}{9}, \frac{1}{3}.$$

6) Transversal-geotropic stem is dominant over negative geotropic main stem, and is due to the effect of two polymeric genes.

7) *V. arvensis* has a gene with inhibiting effect on the size of the flowers, and another with inhibiting effect on the labellum under the stigma (p. 56). These two genes are linked together. Crossing over amounts to about 25 %.

8) The three most important specific differences between *tricolor* and *arvensis* are due to three Mendelian genes which differ from freely mendling genes in the segregation mechanism (8, p. 140).

9) All the crossings between *tricolor* varieties (n = 13) segregate nicely in Mendelian proportions. Var. *maritima* also segregates in a purely Mendelian manner with var. *typica*, though there are many gene differences. As they also have the same chromosome number, they cannot be regarded as specifically different.

10) A number of old cultivated garden varieties of *V. tricolor*, dating from the time previous to the production of the present *tricolor*, *maxima* by crossing with *V. lutea* HUDS., can be identified with regard to certain genes for flower colouring (p. 37).

11) Certain crossings between different varieties of *arvensis* give purely Mendelian segregation, while others show aberrations due to faulty conjugation of the chromosomes in the heterotypic metaphase of F_1. These aberrations have produced constant *tricolor*-like aberrants (Pl. II, Fig. 3) which have lost one chromosome and have now only n = 16, whereas both the parents had n = 17.

12) The crossings between *arvensis* (n = 17) and various *tricolor* varieties (n = 13) show somewhat different degrees of conjugation between the chromosomes, which, however, proceeds in the main according to the *Drosera* type. The weakest is the conjugation between *arvensis* and *maritima* chromosomes. Autosyndesis possibly occurs, but appears to be exceptional. In abt. 60 % of the pollen mother cells one of the univalent chromosomes is eliminated. The segregations show that parallel with this, the bleaching gene *W* disappears from abt. 60 % of the gametes which should have contained it. Division of univalent chromosomes also occurs.

13) The interspecific crossings showed segregation with regard to a very large number of genes. Save for the above mentioned elimination of the *W* gene, the remaining segregations proceeded approximately normally except for such discrepancies as might be imagined to be caused by slight disturbances in the distribution mechanism of the chromosomes. There were, however, a number of new and unexpected (extravagant) types which may possibly be due to loss mutations but more probably loss of chromosomes. Such types were »velutina« (Pl. II, Figs. 19—20), »petaloid« (Figs. 21—22) and »peloric« (Fig. 27 in text).

14) In the interspecific crossings, there was for the most part a segregation of wholly or partially sterile types, few in number, differing very greatly from the normal types (pp. 87, 113). These types did not appear to be particularly irregular in their cytology, and their

occurrence is therefore perhaps due to a complicated segregation, possibly also to aberration.

15) The later generations of the interspecific crossing have shown that it is possible to segregate constant, morphologically true *arvensis* and *tricolor*, and also various constant *new combinations*; — that constancy in regard to external morphology is not always accompanied by constancy in chromosome number; — that constant chromosome number does not always mean that the type does not segregate; — that it is possible to segregate types with constant chromosome numbers lying *between* those of the two parent species, — and that three of the univalent chromosomes from *arvensis* are incapable of differentiating the type, and are presumably duplicates of others. All this has been generally summarised and discussed on pp. 94—103.

16) One particular F_1 plant of the interspecific crossings exhibited aberrant cytological conditions, the number of chromosomes conjugating being smaller than usual. The univalent chromosomes divided both in the heterotypic and in the homotypic metaphase (*indirect chromosome binding*) thus giving rise to types whose chromosome number was increased from $2\,n = 30$ to $2\,n = 43$—46. WINGE's hypothesis must therefore be said to have been confirmed by experiment.

17) The new type, which should be regarded as the parallel to a *nova species*, and is named *Viola hyperchromatica*, is a *gigas* type as regards its morphology, and differs both anatomically and morphologically from both its parent species (pp. 126—130). Mention has been made of the possibility that new species may at times be polytypic on their first appearance, the process of selection then in several cases tending more in the direction of the monotypic.

18) Duplicated chromosomes (those which have made an extra division) grow in the course of a couple of generations to the same size as undivided chromosomes.

19) In discussing the hitherto known cases of doubled chromosome numbers, attention was drawn to the essential difference presumably existing between the case of a new tetraploid type arising by duplication of two previously *homologous* chromosome sets, as in *Datura* and *Solanum*, and that of such type arising by duplication of two specifically different chromosome sets brought together in the F_1 of an interspecific crossing (p. 135).

20) The following facts are considered decisive as to whether *arvensis* and *tricolor* are specifically different or not:

a) *arvensis* and *tricolor*, geographically and ecologically, in a state

of nature, are well defined separate types, the populations showing, statistically, great preponderance of the pure combinations over the intermediate types;

b) they have different chromosome numbers, and further, corresponding chromosomes from *arvensis* and *tricolor* are not always capable of conjugating;

c) the hybrids between *arvensis* and *tricolor*, owing to differences in number and quality of the chromosomes and consequent elimination, do not give pure Mendelian segregation;

d) the systematically important characters are dependent on genes whose segregation mechanism tends to keep the types pure, and

e) the hybrids themselves segregate sterile and extravagant types.

In view of these facts, *arvensis* and *tricolor* must be considered as distinct species (in contrast to the view maintained by KRISTOFFERSON, 1923, p. 283).

21) Table 91, p. 139 gives the chromosome numbers of 20 *Viola* species, in which it was not previously known.

22) The chromosome numbers in *Viola* follow partly a 6 and partly a 10 system. Both in the *Melanium* section and in the *Nominium* section we find representatives of both systems.

23) In the *Melanium* section, some aberrations from the cardinal numbers occur, but the chromosome numbers are always very near the cardinal figures.

24) Most of the species in the *Melanium* section can, irrespective of chromosome number, be crossed one with another and produce fertile offspring.

25) The cultivated *tricolor, maxima* of the present day has n = 22—26, in contrast to the 18th century pansy *tricolor, hortensis*, which is a pure *tricolor* (n = 13). *V. tricolor, maxima* thus corresponds in chromosome number more nearly to the other parent, viz. *V. lutea* HUDS. (n = 24).

26) Finally, there is a further discussion of the phylogeny of chromosome numbers, segregation of species characters, the reasons why species remain pure in a state of nature, the incalculable constellations which may occur in interspecific crossings, the »presence-absence» theory in the light of lost chromosomes, and the mutation hypothesis *versus* the crossing hypothesis as an explanation of biological evolution, where it is pointed out that the facts ascertained in the case of *Viola* argue mainly in favour of the latter theory.

I should like here to express my very cordial thanks to my Chief, Professor Dr. Ö. WINGE, for his generous encouragement of my work in these investigations. I am here referring, not only to the extensive facilities granted me for the cultivation of the material — which took up much space — but more especially to his personal interest in the work itself. The authorities of the BOTANICAL GARDEN at Copenhagen have also been most kind both in the matter of space and in the procuring of material, and I wish to express my best thanks to the late Director, Professor C. RAUNKIÆR, as well as to the present Head, Professor Dr. C. H. OSTENFELD. In the heavy work of the busy season: counting of types, castration, crossing, artificial self-pollination and fixation, I have had the assistance of my Wife, ANNA CLAUSEN, and Frk. CLARA CHRISTOPHERSEN, and I am greatly indebted to both for the care and accuracy with which the various operations were effected. Hr. O. MATHIESEN, the gardener attending to our genetic experiments at the Royal Veterinary and Agricultural College, has rendered valuable service in his department, ranging from the sterilisation of the soil used for sowing, to the care and maintenance of the plants themselves through various stages of growth. Finally, I wish to express my very grateful acknowledgement to the Board of Governors of the CARLSBERG FOUNDATION, for the grant of funds which has enabled me to carry out the extensive researches of the past three years.

The careful water-colour drawings for the plates were made by Frk. K. CHRISTIANSEN from types on the experimental ground. — The photographs reproduced in the work were kindly taken by Professor Dr. Ö. WINGE. — The text throughout has been translated from my original Danish by Mr. W. WORSTER, M. A.

Copenhagen, February 1st, 1926.

LITERATURE CITED.

1. BAUR, E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — Bibliotheca Genetica *4*, Leipzig.
2. BECKER, W. 1910. Violæ Europææ, Dresden.
3. BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1923. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid *Daturas*. — Proceed. of the National Acad. of Sciences *9*, p. 106.
4. — 1924. The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. — The Americ. Naturalist *58*, p. 60.

5. BLACKBURN, KATHLEEN B. and HARRISON, J. W. HESLOP. 1921. The status of the British Rose forms as determined by their cytological behaviour. — Ann. of Bot. *35*, p. 159.
6. BLAKESLEE, A. F. 1922. Variations in *Datura*, due to changes in chromosome number. — The Am. Nat. *56*, p. 16.
7. BOEDIJN, K. 1925. Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei *Oenothera Lamarckiana*. — Rec. des trav. bot. Néerlandais. 22, p. 173.
8. BREMER, G. 1923. A cytological investigation of some species and species-hybrids of the genus *Saccharum*. — Genetica *5*, p. 98—148, 273—326.
9. CLAUSEN, J. 1921. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. Preliminary notes. — Botanisk Tidsskrift *37*, p. 205.
10. — 1922. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II. Ibid. *37*, p. 363.
11. — 1924. Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. — Hereditas *V*, p. 29.
12. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1924. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. IV. The trisomic character »enlarged». — Genetics *9*, p. 181.
13. — 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE'S hypothesis. — Genetics *10*, p. 278.
14. COLLINS, J. L. and MANN, MARGARET C. 1923. Interspecific hybrids in *Crepis*. II. A preliminary report on the results of hybridizing *Crepis setosa* HALL. with *C. capillaris* (L.) WALLR. and with *C. biennis* L. — Genetics *8*, p. 212.
15. CRANE, M. B. and GAIRDNER, A. E. 1923. Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. — Journal of Genetics *13*, p. 187.
16. CRÉPIN, F. 1863. Notes sur quelques plantes rares ou critiques de la Belgique; troisième fasc. 1863, p. 17.
17. DIGBY, L. 1912. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. — Ann. of Bot. *26*, p. 357.
18. FARMER, J. B. and DIGBY, L. 1914. On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B. *205*.
19. FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. — Zeitschrift f. ind. Abst. und Vererb.-lehre *9*, p. 1.
20. — 1915. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. — Öfversikt af Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 57, Afd. A. No. 26.
21. FLORA DANICA, Vol. *4*, tab. 623.
22. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. — Berlin.
23. GATES, R. R. 1909. The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* DE VRIES. — Archiv f. Zellforsch. *3*, p. 525.
24. — 1924. Species and chromosomes. — Nature, Sept. 6. Also in The Americ. Nat. *59*, p. 193.
25. GINGINS, F. DE. 1823. Memoire sur la famille des Violacées. — Memoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 2, Prem. part.
26. GOODSPEED, T. H. 1923. A preliminary note on the cytology of *Nicotiana* species and hybrids. — Svensk Botanisk Tidskrift, *17*, p. 472.
27. GOTOH, K. 1924. Über die Chromosomenzahl von *Secale cereale* L. — The Botanic. Magaz., Tokyo *38*, p. 135.

28. GREGORY, R. P. 1914. On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. of the Roy. Soc. of London, B. *87*, p. 484.

29. HAASE-BESSELL, G. 1916. *Digitalis*studien I. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre *16*, p. 293.

30. HEILBORN, O. 1921. Notes on the cytology of *Ananas sativus* LINDL. and the origin of its parthenocarpy. — Arkiv för Bot. *17*, No. 11.

31. — 1924. Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex*. — Hereditas *V*, p. 129.

32. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2, *14*, No. 28.

33. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. — 2. Ausgabe. Jena.

34. JORDAN, AL. 1846. Observations sur plusieurs plantes nouvelles, rares ou critiques de la France. Fragm. II. — Annales de la Société Linnéenne de Lyon.

35. JÖRGENSEN, C. A. 1923. Studies on *Callitrichaceæ*. — Bot. Tidsskr. *38*, p. 81.

36. KARPETSCHENKO, G. D. 1924. Hybrids of ♀ *Raphanus sativus* L. × ♂ *Brassica oleracea* L. — Journal of Genetics *14*, p. 375.

37. KIHARA, H. 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung I. Species-Bastarde des Weizens und Weizenroggen-Bastard. — The Bot. Mag., Tokyo, *32*, pag. 17.

38. — 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. — Memoirs of the College of Science, Kyoto Imp. Univ., B, No. *1*, Art. 1.

39. KRISTOFFERSON, K. B. 1914. Über Bastarde zwischen elementaren Species der *Viola tricolor* und *V. arvensis*. — Botaniska Notiser, 1914, p. 25.

40. — 1916. Om nedärvning av herkogami och autogami hos *Viola*. — Botaniska Notiser, 1916, p. 113.

41. — 1923. Crossings in *Melanium*-Violets. — Hereditas *IV*, p. 251.

42. LJUNGDAHL, H. 1922. Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. — Svensk Bot. Tidskr. *16*, p. 103.

43 — 1924. Über die Herkunft der in Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. — Ibid. *18*, p. 279.

44. LOTSY, J. P. 1915. Kreuzung oder Mutation die mutmassliche Ursache der Polymorphie? — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre *14*, p. 204.

45. — 1916. Evolution by means of hybridization. — The Hague.

46. — 1925. Evolution considered in the light of hybridization. — Lectures delivered at the University Colleges of the New Zealand University, 1925; Christchurch, N. Z.

47. LUTZ, A. M. 1907. A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants *O. gigas*. — Science, N. S. *26*, p. 151.

48. MIYAJI, Y. 1913. Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. — Bot. Magaz., Tokyo 27. (Japanese. The results related in M. ISHIKAWA: A list of the number of chromosomes. — The Bot. Mag., Tokyo *30*, p. 428—429).

49. DE MOL, W. E. 1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. — Genetica *5*, p. 225.

50. Nees von Eschenbeck, Weihe, Wolter und Funke. 1828. Plantæ medicinales, oder Sammlung officineller Pflanzen. II. Düsseldorf.
51. Nilsson-Ehle, H. 1911. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. — Lunds Universitets Årsskrift. N. F. 7, No. 6.
52. Ostenfeld, C. H. 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia.* — Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre *3*, p. 241.
53. van Overeem, C. 1921—1922. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera.* — Beih. zum Bot. Zentralbl. *38* (1921), p. 73—113, *39* (1922), p. 1—80.
54. Pellew, C. and Durham, F. 1916. The genetic behaviour of the hybrid *Primula kewensis*, and its allies. — Journ. of Gen. *5*, p. 159.
55. Renner, O. 1916. Die tauben Samen der *Oenotheren.* — Ber. der deutsch. bot. Ges. *34*, p. 858.
56. Rosenberg, O. 1904. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. — Ber. der deutsch. bot. Ges. *21*, p. 110.
57. — 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia.* — K. Sv. Vetenskapsakad. Handl. *43*, No. 11.
58. — 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium.* — Svensk Bot. Tidskr. *11*, p. 145.
59. Sax, K. 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behaviour in partially sterile hybrids. — Genetics 7, p. 513.
60. Schmidt, Johs. 1919. Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. — Jena. Also in Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg *14*, No. 6: La valeur de l'individu a titre de générateur appréciée suivant la méthode du croisement diallèle.
61. Seiler, J. 1925. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingrassen mit verschiedener Chromosomenzahl, ein Beweis für das Mendlen der Chromosomen. — Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung u. s. w., *1*, p. 63.
62. Sturm, J. 1802. Deutschlands Flora in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. I Abt., Heft 11. — Nürnberg.
63. Täckholm, G. 1920. On the cytology of the genus *Rosa.* A preliminary note. — Svensk Bot. Tidskr. *14*, p. 300.
64. — 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa.* Acta Horti Berg. 7, p. 97.
65. Tammes, T. 1923. Das genotypische Verhältnis zwischen dem wilden *Linum angustifolium* und den Kulturlein, *Linum usitatissimum.* — Genetica 5, p. 61.
66. — 1925. Mutation und Evolution. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre *36*, p. 417.
66 a. Tschermak, E. und Bleier, H. 1926. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung) — Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. *44*, p. 110.
67. Turesson, G. 1919. The cause of plagiotropy in maritime shore plants. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. *16*, No. 2.
68. — 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas *III*, p. 212.
69. Watkins, A. E. 1924. Genetic and cytological studies in wheat. I. — Journ. of Gen. *14*, p. 129.

70. WEINMANN, J. W. 1742. Phytanthoza iconographia, oder eigentliche Vorstellung etlicher tausend . . . Pflanzen etc. III. — Regensburg. (Cited from WITTROCK 1896).
71. v. WETTSTEIN, F. 1924. Gattungskreuzungen bei Moosen. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre *28*, p. 17.
72. WINGE, Ö. 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. — Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg *13*, p. 131.
73 — 1923. Crossing-over between the *X*- and the *Y*-chromosome in *Lebistes*. — Journ. of Gen. *13*, p. 201. Also in Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg, *14*, No. 20.
74. — 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas *V*, p. 241.
75. — 1925. Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. — La Cellule *35*, p. 305.
76. WINKLER, H. 1916. Über die experimentelle Erzeugung vom Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. — Zeitschr. f. Bot. *8*, p. 417.
77. — 1922. Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheiten innerhalb einer reinen Linie. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre 27. (Bericht über die erste Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, p. 16).
78. WITTROCK, E. B. 1896. *Viola*-Studier. II. — Acta Hort. Berg., 2, No. 7.
79. — 1897. *Viola*-Studier. I. — Ibid. 2, No. 1.

EXPLANATION OF PLATES.

PLATE I.

Flowers of the segregated F_2 types in a diallel crossing between four different *tricolor* varieties:

Fig. 1: *V. tricolor, hortensis*, Line 519.
» 2: *V. tricolor, alba*, Line 320.
» 3: *V. tricolor, maritima, rosea*, Line 322.
» 4: *V. tricolor, lutea*, Line 511.

The F_2 types are reproduced in a row between these four parent types. For the separate types see the respective tables:

Figs.	5— 9:	Cross	VII	(Table 27);	Fig.	8 is = F_1.
»	10—15:	»	VI	(» 19);	»	13 is = F_1.
»	16—20:	»	IV	(» 11);	»	19 is = F_1.
»	21—24:	»	V	(» 15);	»	23 is = F_1.
»	25—33:	»	VIII	(» 30);	»	32 is = F_1.
»	34—36:	»	III	(» 8);	»	35 is = F_1.

PLATE II.

Figs. 1— 2: Flowers of F_1 of *tricolor, lutea* × *tricolor, violacea*, Cross I, the first immediately before the flowers opened, the last shortly before they faded.
» 3— 4: Aberrants of the *arvensis* Cross X, offspring respectively of V. 628-1 (n = 16) and V. 627.
» 5: *V. tricolor, typica*, Line 504.

Figs. 6: *V. arvensis*, Line 52.

» 7—11: F_1 of *arvensis*, Line 52 × various *tricolor*, viz.: 7: × *tricolor*, *violacea*, Line 504; — 8: × *alba*, Line 320; — 9: × *maritima*, *rosea*, Line 322; — 10: × *hortensis*, Line 519; — 11: × *lutea*, Line 511.

» 12–24: *Segregated types from the interspecific Cross XI (tricolor, violacea × arvensis, Line 52):*
12: V. 902, constant »*tricolor*», n = 13; — 13: constant large flowering, yellow, V. 738; — 14: V. 740, constant »*arvensis*» (small flowering, yellowish white); — 15: V. 725, constant small flowering, violet; — 16: small flowering, yellow of V. 748; — 17: intermediate, reddish violet type of V. 735; — 18: large flowering light violet, presumably *Ww* flower of V. 743, — 19: constant large flowering, *velutina* aberrant of V. 726; — 20: constant large flowering violet-velutina type of V. 742; — 21: large flowering, petaloid type of V. 759, constant 14-chromosomed, — 22: petaloid, sterile type of V. 749; — 23: sterile, peloric type of V. 745, in side view; — 24: semi-sterile type of V. 748, a flower with only four petals, of which two are spur-bearing

» 25: The type »*alba*-mauve» with pure green stem of Cross XIV (*alba* × *arvensis*); too dark and reddish in reproduction.

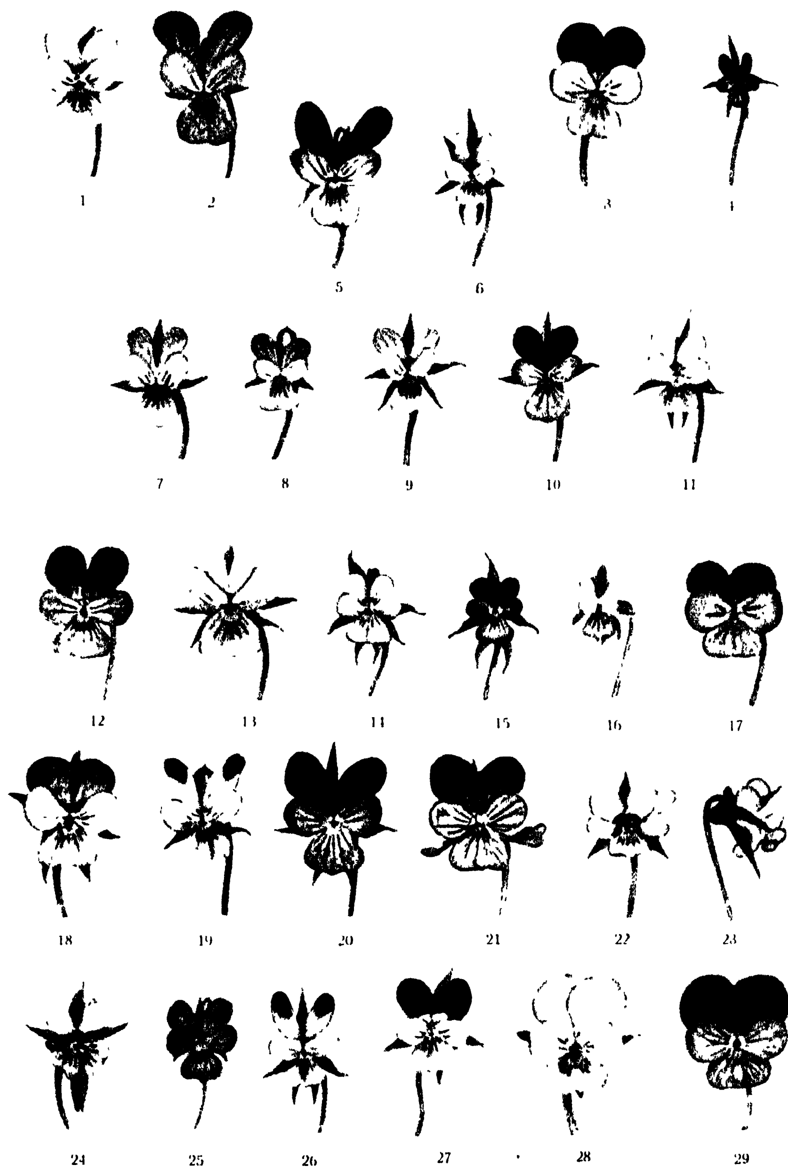
» 26. yellowish white-*velutina* type of V. 752.

» 27: yellowish white-*velutina* type of V. 755 (aberrant of *V hyperchromatica*).

» 28–29: *V. hyperchromatica*; 28. yellowish white (*WWll*) type of V. 757; — 29: violet (*wwll*) type of V. 869.

CONTENTS.


1
5
6
7
8
9
2
10
25
26
11
34
16
27
12
35
17
28
13
29
18
30
14
36
19
31
15
32
20
33
3
21
22
23
24
4


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29

HABITAT AND GENOTYPIC CHANGES

A REPLY

BY *GÖTE TURESSON*
INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

REFERRING to my work on the »Genotypical response of the plant species to the habitat» (TURESSON 1922) COLLINS, in a recent publication (COLLINS 1924, pp. 276—277), misinterprets the conclusions arrived at in that work to such an extent, that a reply does not seem out of place.

In his discussion of the genotypical nature of *Crepis capillaris,* where it is shown that this species is heterozygous as all other Linnean species investigated, mention is made of the genotypical differences between strains raised from seeds, which had been obtained from widely separated localities and grown side by side in the greenhouse and garden. Also this material was highly variable. The following statements are then made: »It is of importance, because of some current theories regarding the influence of the habitat upon the genotype of a local species (TURESSON 1922) to observe the behaviour of these various forms when grown in as nearly identical conditions as can ordinarily be furnished in a greenhouse or garden. Plants belonging to many different genera were collected by TURESSON from contrasted habitat localities in Sweden and grown together in a common garden. He found that in general each particular type of a species found in each of several different habitats maintained its characteristics in the absence of the habitat to which it seemed especially modified. He sees in such phenomena a refutation of the theory, now generally held, that the form predominating in a given locality occurred as a chance mutation or recombination and was preserved through natural selection. The theory substituted for this is Lamarckianism expressed in modern terminology, namely, habitat causes a change in the fundamental genotype of the species such that a phenotype is developed which permits the plant to flourish in a specialized habitat.»

I have myself always held the opinion, and this has been strengthened by the assertions of others, that my work of 1922 proves just

the opposite of the interpretation given to it by COLLINS, viz. that Lamarckianism, however modern, can *not* explain the origin of the habitat types within a species, and that recombination and natural selection *do* offer the only plausible explanation. The most cursory study of chapters II and III (pp. 331—347) will show this to hold true. It was stated that (pp. 332—333): »To take refuge in the Lamarckian view of the origin of the characteristics in question seems wholly futile. — We have found that the habitat type — even if it may appear to be quite homogeneous in its habitat — is made up of a number of individuals of which — in the case of allogamous plants — none may represent the genotype of another. These individuals are nevertheless exposed to the same environmental factors and should in time become identical with one another, according to the Lamarckian view.» Great emphasis was also laid (see p. 333) on the fact that in the transition area between two hereditary habitat types no uniformly intermediate type is found but, on the contrary, fragments of the two types together with hybrids and segregates. An intermediate type in the transitional area would most likely have been found, if the types had been direct products of the habitat.

As to my supposed negligence of the role of recombination and natural selection a glance at pp. 341—343 will suffice to show that the very opposite is the case. It was here stated that the species-population is found to respond to the different habitats in such a way that isolated units are formed within the species, and that these units or habitat types represent various combinations of Mendelian factors. In proceding to a discussion on the differentiation of the Linnean species selective processes of different kinds were mentioned and the belief expressed that hybrids between already existing species would no doubt be more numerous and more widely distributed in nature were it not for the controlling effect of living and non-living factors of the outer world. The presentation of my views upon these points culminated in the formulation of the following theory of evolution (p. 343): »We are thus forced to the conclusion that the present-day species represent the necessary outcome of the complex processes of selection in this epoch of the earth's history (cf. HERIBERT-NILSSON 1918). As a natural consequence we are led to the inference that a change in the non-living world brings about a corresponding change in the living, inducing a recombination of Mendelian factors now distributed in organisms, and resulting in the formation of new genotype compounds or species (= evolution)».

When reading the following sentence in COLLINS' work (p. 276): »If we accept the idea of a genotypic response of the species to the habitat, are we not also admitting the inconstancy of the gene, a theory which is no longer tenable?» the impression conveyed is that COLLINS employs the term species in the sense of Lotsyan »species», i. e. homozygotic biotypes. This might be permissible but I myself do not belong to the advocators of such a species concept, as may be readily seen on almost every page of my work. It was here repeatedly maintained that the genetically heterogeneous species-population as found in nature (the *ecospecies* in my own terminology) becomes split up and grouped in genetically different habitat types (the *ecotypes*, to follow my own terminology) in response to the different environmental factors prevailing in the various habitats. The mass of biotypes making up each ecotype may show more or less genotypic heterozygosity. *Some* characteristics, however, are common to all the types constituting a certain ecotype, which gives evidence of the selective processes in that habitat. And these characteristics are by no means restricted to the growth habit (dwarfs, erect or procumbent types) as COLLINS seems to think (see COLLINS, p. 276). In the great majority of cases the different ecotypes differ genetically from each other in a number of characters. Further evidence on this point may be gathered from later publications on the same topic (TURESSON 1923, 1925, and 1926).

I am greatly pleased that no one else, who has referred to my work of 1922, has come to such perplexing conclusions with regard to its contents as COLLINS. In the discussion of the very same part of this work another geneticist (JOHANNSEN 1923) has summarized it as follows (pp. 185—186): »Among the different gene-combinations originating in these cross pollinating plants those biotypes, which by constitution are best fitted for a certain locality, have the greatest chance to flourish and survive in that locality. An adaptation of the *populations* no doubt takes place in this way. But TURESSON rightly emphasizes that there is here no question of an inheritance of any adaptations acquired by the separate individual during its lifetime. A *selection*, however, takes place, but a selection of different genotype combinations already existing in the population or arising now and then within the population. Selection produces nothing whatsoever, it does not produce any new biotypes, just as little as the adaptation of the individual is able to do so.»

In conclusion I cannot but express my firm belief that my

honoured critic upon a further study of the »Genotypical response» will find its true meaning.

LITERATURE CITED.

1. COLLINS, J. L. 1924. Inheritance in *Crepis capillaris* (L.) WALLR. III. Nineteen morphological and three physiological characters. Univ. Calif. Publ. Agr. Sci., 2: 249—296.
2. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Års-skrift. N. F. Avd. 2, Bd. 14, No. 28.
3. JOHANNSEN, W. 1923. Arvelighed i historisk og experimentel Belysning. 4 Ed. Copenhagen.
4. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, Bd. III.
5. — 1923. The scope and import of genecology. Hereditas, Bd. IV.
6. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas, Bd. VI.
7. — 1926. Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. FEDDE, Repertorium. Beih., Bd. 41.

STUDIEN ÜBER FESTUCA OVINA L. I
NORMALGESCHLECHTLICHE, HALB- UND GANZVIVIPARE TYPEN NORDISCHER HERKUNFT

VON *GÖTE TURESSON*
INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, ÅKARP, SCHWEDEN

(With a summary in English)

UM zu erfahren wie die klimatischen und edaphischen Faktoren auf die Verteilung der Biotypenmasse einer Art einwirken, ist eine Anzahl Arten mit ausgedehnter Verbreitung an verschiedenen Punkten ihres Verbreitungsgebietes eingesammelt und in vergleichenden Versuchen beim hiesigen Institut kultiviert worden. Hinsichtlich der Methoden beim Einsammeln und bei der Kultur dürfte es genügen, auf in früheren Veröffentlichungen Angeführtes zu verweisen (TURESSON 1922 u. 1925). Da *Festuca ovina* wegen ihrer ausserordentlichen Biotypenmannigfaltigkeit und der dadurch bedingten ausgedehnten Verbreitung zu derartigen Untersuchungen besonders geeignet sein dürfte, wurde von dieser Art eine ziemlich grosse Anzahl Individuen, gegenwärtig ungefähr 1000 Pflanzen betragend, an verschiedenen natürlichen Standorten eingesammelt und während der letzten Jahre in vergleichenden Versuchen kultiviert. Das eingesammelte und kultivierte Material besonders ausserskandinavischen Ursprunges ist indessen noch allzu gering um die Typenzusammensetzung der *Festuca ovina*-Population in den verschiedenen Klimagebieten allseitig beleuchten zu können. Die Aufgabe soll deshalb im Folgenden hauptsächlich auf eine Darstellung der Populations-Zusammensetzung auf der skandinavischen Halbinsel begrenzt werden; diese besitzt nicht zum mindesten wegen der hier oft vorkommenden viviparen Ausbildung der Art grosses Interesse.

Es soll auch hervorgehoben werden, dass alle unten behandelten Formen zu *Festuca ovina* subsp. *eu-ovina* var. *vulgaris* KOCH gehören. An den Versuchen nehmen auch kleinere Serien der gleichfalls in Skandinavien vorkommenden Varietäten *capillata*, *duriuscula* und *glauca* (var. *duriuscula* aber wenigstens in Schweden nicht spontan) teil, ihre Behandlung wird aber auf eine ev. spätere Gelegenheit verschoben.

I. DAS VERSUCHSMATERIAL.

In umstehender Tabelle sind jene Versuchsserien, die im Folgenden besprochen werden sollen, gemeinsam mit den Lokalangaben, Einpflanzungsjahr und Fortpflanzungstypus zusammengestellt. Die verschiedenen Serien umfassen je eine Individuenanzahl von 10—30 Pflanzen, und wurden mit Ausnahme von Nr. 19 und 21 sämtlich von mir selbst eingesammelt. Serie Nr. 1 ist von einer *Calluna*-Heide; 2 und 3 aus einem Kultur-Kiefernwald, 4 und 5 aus einem gemischten Laubwald. Die Serie Nr. 6 entstammt dem Alvar Ölands, für dessen Vegetation *Festuca ovina* vielleicht der characteristischste Repräsentant ist. Der Vegetationstypus dem die Individuen angehörten stimmte am ehesten mit dem von STERNER »die nackte *Festuca ovina*-Association» genannten überein (STERNER 1925). Von den folgenden stammen die Nr. 12, 18, 25 und 26 von der *regio alpina*. Nr. 13 wächst in unmittelbar Nähe des mächtigen Wasserfalles Tännforsen, wo sie einem steten Spritzregen ausgesetzt ist. Die Serien 20, 21 und 22 wurden am Meeresniveau eingesammelt. Nr. 27 und 28 entstammen einer *Calluna-Erica cinerea*-Heide (cf. OSTENFELD 1906), Nr. 30 einem Heidenmoor (nach OSTENFELD's Terminologie) und Nr. 29 einem typischen färöischen »Gjov», wie die tiefen, schmalen mit üppiger Vegetation versehenen Felsenschluchten von den Färöbewohnern genannt werden. Die Serie Nr. 31 wurde in 600 m Höhe eingesammelt, wo sie in einer *Erica cinerea*-Heide zusammen mit u. a. *Alchemilla alpina* wuchs.

Die in den Tabellen 2—7 angeführten Werte (alle in mm) sind Messungsergebnisse von 1) dem längsten Halm der Pflanze, 2) der Länge der obersten Halmblattspreite, die an 6 verschiedenen Halmen jeder Pflanze ermittelt wurde, weshalb die angeführte Zahl einen Mittelwert darstellt, 3) der Länge von Gluma II, 4) der Länge der Deckspelze, 5) Länge der Granne, und 6) Länge des Ährchens. Diese Werte, sowie auch der für die Blütenanzahl im Ährchen, sind Mittelwerte von 10 Messungen oder Zählungen der respektiven Kennzeichen jeder Pflanze. Es soll auch erwähnt werden, dass die Messungen resp. Zählungen an Ährchen der Mittelpartie gut entwickelter Rispen vorgenommen wurden. Sie wurden im Sommer 1926 ausgeführt.

II. NORMALGESCHLECHTLICHE TYPEN.

Zur Erleichterung der Übersicht über die für die verschiedenen Kennzeichen gefundenen Mittelwerte, die in den Tabellen 2—7 mit-

Seriennummer	Feldnummer	Einsammlungsort	Einpflanzungsjahr	Fortpflanzungstypus
1	699	Dalby, Schonen, Schweden	1922	Normalgeschlechtlich
2	752	Furulund, Schonen, Schweden	1923	»
3	359	Bromölla, Schonen, Schweden	1922	»
4	601	Nättraby, Blekinge, Schweden	1923	»
5	652	Ottenby, Öland, Schweden	»	»
6	627	Vickleby, auf dem Alvar, Öland, Schweden	»	»
7	630	Vickleby, am Rande des Alvar, Öland, Schweden	»	»
8	719	Kleva, Västergötland, Schweden	»	»
9	734	Österplana, Västergötland, Schweden	»	»
10	739	Vänersborg, Västergötland, Schweden	»	»
11	306	Stockholm, Uppland, Schweden	1922	»
12	316	Åreskutan, 1400 m. ü. M., Jämtland, Schweden	»	Ganzvivipar
13	309	Tännforsen, Jämtl., Schweden	»	»
14	441	Luleå, Västerbotten, Schweden	1923	Normalgeschl. und halbvivipar
15	462	Dundret, am Fusse, Lappland, Schweden	»	Normalgeschlechtlich
16	461	Dundret, 820 m. ü. M., Lappland, Schweden	»	»
17	470	Abisko, Lappland, Schweden	»	Normalg., halb- und ganzvivipar
18	492	Nuolja, 1000 m. ü. M., Lappland, Schweden	»	Normalgeschl. und ganzvivipar
19	808	Vasarajaure, Lappl., Schweden	»	Ganzvivipar
20	534	Narvik, Nordland, Norwegen	»	Normalg., halb- und ganzvivipar
21	544	» » »	»	Halb-, und ganzvivipar
22	547	Svolvær, » »	»	»
23	323	Voss, Hordaland, »	1922	Normalgeschlechtlich
24	324	» » »	»	Ganzvivipar
25	362	Finse, 1250 m. ü. M., Hordaland, Norwegen	»	Normalgeschlechtlich
26	593	Hjerkinn, 1200 m. ü. M., Opland, Norwegen	1923	»
27	9 b	Thorshavn, Färöinseln	1925	Ganzvivipar
28	40 b	Trangisvaag, »	»	Halb- und ganzvivipar
29	49 b	Vaag, »	»	»
30	67 b	Klaksvik, »	»	»
31	137 b	Ben Lawers, Perth, Schottland	»	»

TABELLE 1. *Zusammenstellung der Mittelwerte verschiedener Serien.*

Nr.	Transplantiert von	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
							Blüten-anzahl	Länge
1	Dalby	353,6	43,4	3,3	3,4	0,8	5,2	5,9
3	Bromölla	389,4	50,0	3,3	3,3	1,0	5,2	5,7
8	Kleva	288,9	40,1	3,5	3,6	1,0	6,0	6,3
11	Stockholm	389,5	48,9	3,4	3,5	0,9	6,1	6,2
17	Abisko	344,0	47,0	3,3	3,5	1,3	7,2	7,4
25	Finse	199,6	33,0	3,4	3,8	1,2	6,3	6,6

TABELLE 2. *Festuca ovina Nr. 1, Dalby.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blüten-anzahl	Länge
1	325	39	3,0	3,0	0,8	5,0	5,8
2	320	42	3,5	3,5	1,6	4,6	5,8
3	382	37	2,8	3,1	1,0	5,2	6,9
4	342	43	3,0	3,2	0,5	5,1	5,3
5	402	37	4,1	3,8	1,1	5,3	6,0
6	373	44	3,1	3,1	0,5	5,4	6,1
7	346	43	3,3	3,5	0,7	6,3	7,1
8	352	37	3,5	3,8	1,1	5,1	6,9
9	363	41	3,1	3,0	1,8	4,5	5,1
10	400	51	3,5	3,5	0,5	6,1	5,1
11	323	38	3,4	3,1	0,6	4,8	5,0
12	350	49	3,8	4,1	0,5	5,0	5,7
13	355	41	2,9	3,2	1,2	4,3	5,6
14	335	53	3,0	3,2	1,0	5,1	6,8
15	360	42	3,1	3,1	1,1	5,1	5,2
16	315	52	3,5	3,5	0,5	5,4	7,0
17	403	41	3,2	3,5	0,5	5,5	6,0
18	376	43	2,9	3,0	0,8	6,1	6,7
19	351	41	4,1	4,1	0,8	5,2	5,2
20	326	50	3,2	3,1	0,6	4,2	5,3
21	327	48	3,5	3,5	0,5	5,5	5,1
Mittelwert	353,6	43,4	3,3	3,4	0,8	5,2	5,9

geteilt sind, sind die Mittelwerte für die einzelnen Serien in Tab. 1 zusammengestellt worden. Die von Dalby und Bromölla herstam-

menden Individuen (Tab. 2 und 3) repräsentieren den gewöhnlichen südschwedischen Typus der Art. Die Dalby-Individuen sind durchschnittlich etwas kleiner als die Bromölla-Individuen, was auch an den natürlichen Standorten der Fall war. Hier waren die Höhenunterschiede jedoch grösser, indem die Individuen von der *Calluna*-Heide bei Dalby selten höher als 300 mm sind, während dagegen die Bromölla-Individuen meistens 400 mm überstiegen. Die Dalby-Individuen haben also in Kultur an Höhe zugenommen, die Bromölla-Individuen wurden dagegen etwas reduziert, was in Anbetracht der Natur der beiden Ursprungslokale natürlich erscheint. Schon nach einem Jahre Kultur, d. h. im Sommer 1923, zeigte die Dalbyserie eine Durchschnittshöhe von 349,6 mm, die Bromöllaserie eine solche von 383,8 mm. Der trockene Sommer 1925 presste die Durchschnittshöhe der Dalbyserie auf 303,2 mm, die der Bromöllaserie auf 336,6 mm herab. Trotzdem also die Höhe in hohem Grade modifikativ beeinflussbar ist, dürfte doch der zwischen der Dalby- und Bromöllaserie

TABELLE 3. *Festuca ovina Nr. 3, Bromölla.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blüten-anzahl	Länge
1	344	42	3,1	3,3	1,5	5,1	6,0
2	405	47	3,2	3,1	1,0	5,2	6,1
3	445	39	3,1	3,2	1,1	5,6	5,9
4	458	53	3,3	3,8	1,2	5,7	6,2
5	422	48	3,4	3,0	0,8	5,5	5,1
6	361	38	3,0	3,5	0,6	5,3	6,2
7	420	45	4,0	3,1	0,5	5,0	6,1
8	324	55	3,8	3,1	1,3	5,4	5,8
9	388	56	3,1	3,0	1,4	5,4	5,0
10	356	49	3,3	3,7	0,9	4,8	6,1
11	404	59	3,7	3,6	0,8	4,7	6,0
12	356	50	3,2	3,3	1,0	5,0	6,1
13	387	48	3,1	3,0	1,5	5,1	5,0
14	345	51	3,2	3,2	0,9	4,9	5,4
15	397	56	3,4	3,5	0,8	6,0	5,8
16	407	63	3,1	3,0	1,0	5,3	5,3
17	382	52	3,0	3,1	1,4	5,1	5,5
18	414	53	3,3	3,4	1,2	5,0	5,1
19	384	46	3,0	3,2	1,0	4,8	6,0
Mittelwert	389,4	50,0	3,3	3,2	1,0	5,2	5,7

in vergleichender Kultur konstatierte Höhenunterschied erblich bedingt sein.

In bezug auf die Variationen in den beiden Serien dürften mehrere Unterschiede zwischen den Individuen mit grösster Wahrscheinlichkeit von erblicher Natur sein. So hat sich Individuum Nr. 9 der Dalbyserie schon seit dem Einpflanzungsjahr durch aussergewöhnlich lange Granne kombiniert mit relativ kleinem Ährchen ausgezeichnet. Individuum Nr. 8 der Bromöllaserie weicht ferner von allen übrigen Indi-

TABELLE 4. *Festuca ovina Nr. 8, Kleva.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blütenanzahl	Länge
1	320	45	3,8	3,9	1,0	6,5	7,0
2	270	39	3,7	3,6	0,8	6,1	6,6
3	239	29	4,0	4,0	1,1	5,9	6,0
4	245	38	3,1	3,2	1,2	6,0	6,1
5	260	37	3,0	3,0	1,3	5,4	5,8
6	305	49	3,6	3,8	0,9	6,1	7,0
7	275	52	3,2	3,2	0,9	5,0	5,4
8	284	39	3,7	3,7	0,8	7,6	7,7
9	282	42	3,4	3,5	1,4	5,8	6,0
10	288	30	3,6	3,6	1,3	6,3	6,9
11	323	28	3,0	3,1	1,0	6,1	6,2
12	341	43	3,1	3,2	0,7	5,8	6,0
13	281	37	4,1	4,0	0,8	6,0	5,9
14	318	44	3,7	3,5	1,1	4,9	4,9
15	279	38	3,5	3,6	0,9	7,1	7,0
16	313	51	4,0	4,2	1,0	5,7	5,9
Mittelwert	288,9	40,1	3,5	3,6	1,0	6,0	6,3

viduen ab und stimmt mit HACKEL'S Subvarietät *lævifolia* überein (HACKEL 1882).

Die Serien 2 (Furulund), 4 (Nättraby) und 5 (Ottenby) stimmen am nächsten mit der Bromöllaserie überein.

Die normalgeschlechtlichen Serien von den Niederungsgebieten Mittelschwedens zeigen einen von den südschwedischen Serien etwas abweichenden Typus, indem die Ährchen durchschnittlich länger und die Anzahl Blüten in den Ährchen etwas grösser ist (siehe Tab. 4 u. 5). Die Serien 9 (Österplana) und 10 (Vänersborg) stimmen in dieser Hin-

sicht mit den Serien 4 u. 5 überein. Diese Kennzeichen erscheinen schon an den natürlichen Standorten und sind keine Folge der Kultur. Sowohl die Kleva- wie die Österplana-Individuen sind auf Alvarterrain eingesammelt, das in hohem Grade an das Alvar Ölands erinnert (siehe hierüber WITTE 1906). An diesen ihren natürlichen Standorten erreichen die in Frage stehenden Individuen nicht mehr als ungefähr 100 mm Höhe. Die Kulturversuche zeigen demnach, dass dieser Zwergwuchs in hohem Grade modifikativ verursacht ist. Die bei den vergleichenden Versuchen zwischen diesen Alvarserien und Vänersborg- u. Stockholmserien konstatierte Höhendifferenz (vgl. Tab. 4 u. 5) dürfte indessen mit grösster Wahrscheinlichkeit erblicher Natur sein.

TABELLE 5. *Festuca ovina Nr. 11, Stockholm.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blütenanzahl	Länge
1	432	54	3,4	3,9	1,0	6,4	6,3
2	395	63	3,8	3,7	0,8	6,8	7,1
3	398	49	2,9	3,0	0,9	5,1	5,2
4	369	47	3,0	3,2	1,0	6,0	5,9
5	374	51	3,3	3,2	1,1	5,9	5,8
6	336	39	3,7	4,0	1,2	6,2	6,4
7	359	45	4,1	4,1	1,0	5,4	5,7
8	402	43	3,9	3,7	0,7	6,3	6,3
9	418	50	3,2	3,1	0,9	7,0	7,2
10	412	48	3,0	3,1	1,1	5,6	6,1
Mittelwert	389,5	48,9	3,4	3,5	0,9	6,1	6,2

In diesem Zusammenhang dürften die Alvarserien Ölands Nr. 6 u. 7 erwähnt zu werden verdienen. Da indessen diese wie auch andere in Kultur befindliche Alvarserien von Gräsern von E. HELLERSTRÖM einem näheren Studium unterzogen werden, und dessen Resultate binnen kurzem zu erwarten sind, sei hinsichtlich Einzelheiten auf diese Arbeit verwiesen. Es dürfte mit der Angabe genügen, dass die Alvarindividuen Ölands einen extremen Alvartypus repräsentieren, der in seiner Ausbildung mit dem Alvartypus von *Festuca rubra*, *F. r.* var. *oelandica* HACK., parellel geht. Nach ERIKSON (1901) ist die von WAHLENBERG (1824) in seiner Flora Suecica unter dem Namen *F. o.* var. *curvula* aufgenommene Form gerade jener Alvartypus von *Festuca ovina.* In

bezug auf die von WITTE (1905—06) gegen diese Auffassung vorgebrachte Kritik sowie hinsichtlich der erblichen Natur dieser Typen dürfte HELLERSTRÖM in seiner bald erscheinenden Arbeit endgültig Aufschluss geben.

Die normalgeschlechtlichen, dem Gebiete unterhalb der *regio alpina* entstammenden Serien aus dem nördlichsten Schweden weichen von den südschwedischen Serien in bezug auf die Länge der Ährchen

TABELLE 6. *Festuca ovina Nr. 17, Abisko.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blüten-anzahl	Länge
1	318	50	3,4	3,4	1,4	6,9	7,3
2	432	54	3,1	4,0	1,3	7,0	7,2
3	362	43	3,0	3,6	1,1	6,9	7,3
4	351	42	3,5	4,1	1,8	8,5	8,3
5	349	41	3,0	3,5	1,0	6,2	7,1
6	339	57	3,4	3,9	1,1	8,0	7,5
7	290	46	3,4	4,0	1,0	6,8	7,0
8	348	48	4,0	4,0	2,1	7,2	8,0
9	298	39	2,8	3,0	1,1	6,9	7,1
10	362	42	3,0	3,5	1,2	7,5	7,4
11	328	46	3,3	3,4	1,0	7,9	8,0
12	412	45	3,2	3,1	1,3	7,0	7,2
13	346	48	3,1	3,0	1,7	7,3	7,2
14	327	53	3,4	3,3	1,4	6,2	7,0
15	299	51	3,3	3,4	1,2	6,9	6,8
16	343	47	3,2	3,3	1,3	7,8	7,9
Mittelwert	344,0	47,0	3,3	3,5	1,3	7,2	7,4

und der Anzahl Blüten per Ährchen noch mehr ab. Hierher gehören die Serien Nr. 14 (Luleå), 15, 16 (Dundret) und 17 (Abisko), von denen die letztgenannte in Tab. 6 zusammengestellt ist. Die Anzahl Blüten per Ährchen beträgt in diesen Serien im Mittel mehr als 7, und die Länge der Ährchen übersteigt auch 7 mm. Die Granne ist auch durchschnittlich länger als die der süd- und mittelschwedischen Typen. Diese Kennzeichen sind an den natürlichen Standorten gleich hervortretend wie bei der Kultur des Materials in Åkarp. Das einzige Resultat der Kultur ist der üppige Wuchs, der sich schon nach 1 Jahr zu erkennen gibt; die Halmhöhe nimmt zu, ebenso die Anzahl Halme

per Pflanze und die Anzahl Ährchen per Infloreszenz. Obgleich keine Zählungen vorgenommen worden sind, ist es jedoch offenbar, dass sowohl die Halmanzahl per Pflanze wie die Ährchenanzahl per Infloreszenz bei der Kultur in Åkarp niedriger ist als die der kultivierten süd- und mittelschwedischen Typen.

Mit diesen Serien stimmen am nächsten die normalgeschlechtlichen Individuen der Serie Nr. 20 von Narvik in Norwegen überein.

TABELLE 7. *Festuca ovina Nr. 25, Finse.*

Nr.	Höhe	Länge des obersten Halmblattes	Länge von Gluma II	Länge der Deckspelze	Länge der Granne	Ährchen	
						Blüten-anzahl	Länge
1	185	31	4,0	4,3	1,4	6,5	6,8
2	219	37	3,5	3,3	1,0	6,5	7,1
3	189	34	3,6	3,7	1,2	6,0	6,0
4	192	28	3,8	3,9	1,5	7,9	7,8
5	195	36	3,5	4,0	1,4	9,0	8,5
6	227	33	3,6	4,1	1,6	6,1	6,6
7	210	32	3,0	4,1	1,0	5,0	5,8
8	200	28	3,1	3,9	1,6	6,1	6,3
9	212	36	3,0	3,9	1,5	5,2	5,7
10	198	33	4,2	4,3	1,1	6,5	6,7
11	172	41	3,1	3,8	1,1	6,4	6,8
12	161	29	3,2	4,0	1,0	5,8	6,3
13	180	40	3,1	3,7	1,2	5,7	6,5
14	211	33	3,3	3,8	1,0	5,0	6,0
15	204	29	2,9	3,3	1,1	6,3	6,3
16	209	27	3,0	3,4	1,3	6,6	7,0
17	221	32	3,4	3,6	1,2	5,2	5,9
18	207	35	3,7	4,0	1,1	7,1	7,2
Mittelwert	199,6	33,0	3,4	3,8	1,2	6,3	6,6

Wir kommen nun schliesslich zur Behandlung des normalgeschlechtlichen Materials aus der *regio alpina*, nämlich Nr. 18 (Nuolja), Nr. 25 (Finse) u. Nr. 26 (Hjerkinn im Dovregebiet), von denen die Finseserie in Tab. 7 zusammengestellt ist. Sowohl die Anzahl Blüten per Ährchen wie die Länge der Ährchen liegt mit ihren Durchschnittswerten zwischen denen der nord- und mittelschwedischen Typen. Auffallender ist der Höhenunterschied, indem die zu dieser Serie gehörigen Individuen eine mittlere Höhe von nur ungefähr 200 mm aufweisen. Sie sind auch an ihren natürlichen Standorten meistens ver-

zwergt. Die Höhe schwankt übrigens in den Kulturen mit den Witterungsverhältnissen der verschiedenen Jahre, doch ohne dass die zwischen den alpinen und den übrigen Serien bestehenden relativen Höhenunterschiede irgendwie ausgeglichen würden. Die zweifelsohne tiefgehenden genetischen Unterschiede zwischen den alpinen und den übrigen Serien kamen während des trockenen Sommers 1925 scharf zum Ausdruck, indem die Individuen der alpinen Serien gar keine Halme entwickelten und im Bultenstadium verblieben. Fig. 1 zeigt zwei Individuen der Dalbyserie, Fig. 2 zwei der Finseserie während diesem Sommer. Auf ähnliche Weise verhielt sich übrigens das in

TABELLE 8. *Blütezeitgradierung.*

Nr.	Transplantiert von	Blütezeit	Nr.	Transplantiert von	Blütezeit
1	Dalby	+ 0,8	14	Luleå	+ 2,8
2	Furulund	+ 1,0	15	Dundret, am Fuss	+ 2,3
3	Bromölla	+ 0,6	16	» , am Gipfel	+ 4,0
4	Nättraby	+ 0,8	17	Abisko	+ 4,3
5	Ottenby	+ 0,4	18	Nuolja	+ 2,5
6	Vickleby	+ 5,0	19	Vasarajaure	+ 5,0
7	»	+ 4,4	20	Narvik	— 0,1
8	Kleva	+ 2,4	21	»	— 0,2
9	Österplana	+ 3,3	22	Svolvær	— 0,3
10	Vänersborg	+ 1,0	23	Voss	— 0,1
11	Stockholm	+ 0,9	24	»	— 1,1
12	Åreskutan	+ 2,8	25	Finse	+ 2,9
13	Tännforsen	— 0,4	26	Hjerkinn	+ 2,0

Kultur befindliche Material von *Festuca rubra* vom Torneträsk bei Abisko. Die Erfahrungen mit diesen wie mit anderen hochalpinen Rassen von Niederungsarten haben mit voller Deutlichkeit gezeigt, dass diese Rassen in bezug auf den Wasserbedarf ebenso grosse Ansprüche haben wie unsere obligaten Hochgebirgspflanzen. Sie sind ausgesprochene Helophyten und weit anspruchsvoller als z. B. *Lythrum salicaria* und *Caltha palustris*, die auch während eines so trockenen Sommers wie 1925 am Versuchsfeld bei Åkarp blühten und reichlich fruktifizierten.

Hier dürfte es auch am Platze sein die Unterschiede in der Blütezeit anzuführen, die zwischen den verschiedenen kultivierten Serien vorhanden sind und die jedes Jahr mit geringen Verschiebungen — je nach dem Witterungsverhältnissen — wiederkehren. Die am 10. Mai 1926 vorgenommenen Aufzeichnungen über die Blütezeit sind in Tab. 8

zusammengestellt. Zum Vergleiche sind auch die halb- und ganzviviparen Serien, mit Ausnahme der von den Färöinseln und von Schottland, mitaufgenommen worden. Jede Pflanze einer Serie wurde nach der gleichen Skala beurteilt. Die hierbei verwendete Graduierung war so, dass jene Individuen ± 0 erhielten, bei denen die in der Scheide sitzende Infloreszenz mit ihrer Spitze sich gerade im Niveau der Scheidenöffnung befindet. Die Werte — 1, — 2, — 3, — 4 und — 5 bedeuten, dass sich die Infloreszenzspitze 1, 2, 3, 4 oder 5 cm *unter* der Scheidenöffnung und die Werte + 1, + 2, + 3, + 4 und + 5, dass sich die Infloreszenzspitze gleich viele cm *ober* der Scheidenöffnung befindet. Der Mittelwert für die Blütezeit der ganzen Serie wurde dann durch Addition sämtlicher Werte und Division mit der Anzahl Werte erhalten, wobei natürlich das Vorzeichen berücksichtigt wurde.

Unter den süd- und mitteleuropäischen Serien sind die von Alvarboden stammenden (Nr. 6, 7, 8 und 9) am frühesten. Besonders auffällig sind in dieser Hinsicht die Alvarserien Ölands. Das Klima, das wenigstens auf Öland ausgesprochen kontinental ist, da Öland eines der niederschlagärmsten Gebiete Schwedens ist und trockenen Frühling und Hochsommer hat (vgl. ferner STERNER 1925), macht offenbar die Ausbildung von frühblühenden Typen notwendig, indem Typen, die nicht vor eingetretener Sommertrocknis zur Fruktifikation kommen, aus der Population eliminiert werden. Abgesehen von diesen frühen Alvartypen finden wir, dass die nordschwedischen Typen so gut wie durchweg früher sind als die süd- und mittelschwedischen. Dies ist ja auch zu erwarten. Die kürzere Vegetationsperiode, oft mit niedriger Sommertemperatur kombiniert, setzt Typen voraus, die sich mit der geringen totalen Wärmesumme in diesen Breitengraden begnügen können. In südliche Gegenden transplantiert, können diese Typen deshalb das Blühen und Fruktifizieren erheblich früher beginnen und abschliessen als südlichere Typen, die für eine höhere Wärmesumme während der Vegetationsperiode eingerichtet sind. Diese Resultate mit *Festuca ovina* stehen mit den Erfahrungen an Kulturpflanzen in guter Übereinstimmung (siehe die für unsere Gebiete geltenden Zusammenfassungen von NILSSON-EHLE 1914 und 1924). Wegen der Sommertrocknis des Jahres 1925, unter der besonders die normalgeschlechtlichen hochalpinen Typen litten und vegetativ zurückgesetzt wurden, zeigen diese Serien (Nr. 18, 25 und 26) bemerkenswert niedrige Blütezeitwerte. Im Sommer 1924 zeigten sie jedoch ungefähr die gleiche Blütezeit wie die Abiskoserie. Das maritime Klima, das die Westküste Norwegens auszeichnet, gibt sich deutlich in der späten Blütezeit der

von dort stammenden Serien zu erkennen. Diese späte Blütezeit ist nicht etwas für *Festuca ovina* besonders Kennzeichnendes, sondern gilt für die Mehrzahl der Rassen dieses Gebietes, eine Erscheinung, auf die ich bei einer anderen Gelegenheit näher eingehen werde. Von gewissem Interesse ist die späte Blütezeit der Tännforsenserie, die hierin mit den Serien von der Westküste Norwegens übereinstimmt.

Die Serien vom Dundret (Nr. 15 und 16), einem Berggipfel Lapplands, 823 m hoch, verdienen besonders erwähnt zu werden. Während den drei Jahren, da diese Serien an den Versuchen teilnahmen, zeigte

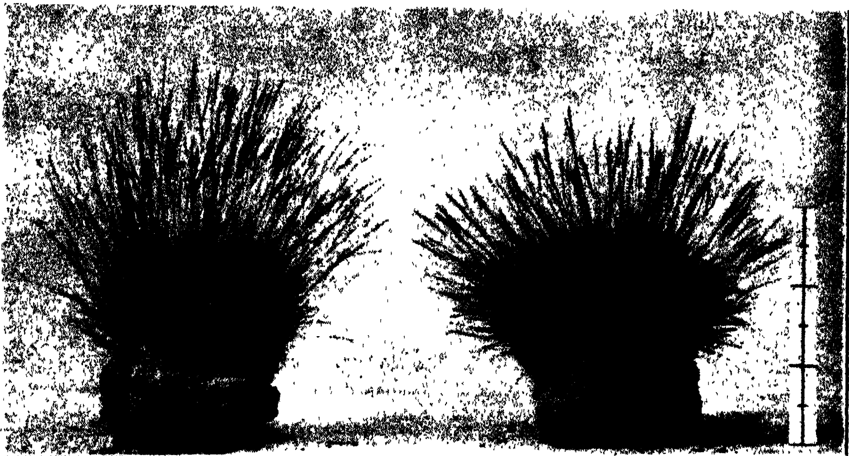


Fig. 1. Normalgeschlechtliche Individuen der Dalbyserie (Nr. 1), Sommer 1925. (Der Massstab in dieser und den folgenden Figuren ist 30 cm lang.)

die am Fusse des Berges eingesammelte Serie (Nr. 15) stets eine spätere Blütezeit als die vom Gipfel des Berges (Nr. 16). Im Sommer 1924 wurden eine Anzahl von Individuen dieser Serie mit Pergamintüten isoliert; die erhaltenen Samen wurden 1925 ausgesät und entwickelten kräftige Pflanzen. Bei der am 10. Mai 1926 vorgenommenen Blütezeitbeurteilung zeigten die Samenpflanzen der Fussserie (zusammen 43 Exemplare) einen durchschnittlichen Blütezeitwert von + 2,7, die der Gipfelserie (zusammen 56 Exemplare) einen solchen von + 4,5. Es dürfte demnach unzweifelhaft sein, dass der zwischen den beiden Serien vorhandene Unterschied in der Blütezeit erblicher Natur ist. Die augenscheinlich strengere Elimination späterer Typen von der am Berggipfel heimischen Population ist umso bemerkenswerter als der

Höhenunterschied zwischen den beiden Einsammlungsstellen nur ungefähr 400 m beträgt.

Es wurde einleitend erwähnt, dass alle in dieser Abhandlung zu bearbeitenden Formen zu *F. ovina* subsp. *eu-ovina* var. *vulgaris* gehören. Querschnitte zeigen den für diese Varietät (ausgeführt in der Mitte gut entwickelter Blätter der sterilen Sprosse der an den Versuchen im Sommer 1926 teilnehmenden Pflanzen) charakteristischen, innerhalb der Epidermis befindlichen Stereommantel, der jedoch oft beiderseits des Blattmittelnerves gesprengt ist. Bei den meisten viviparen Formen ist der Stereommantel sowohl beiderseits des Mittelnerven wie zwischen den Seitennerven gesprengt.

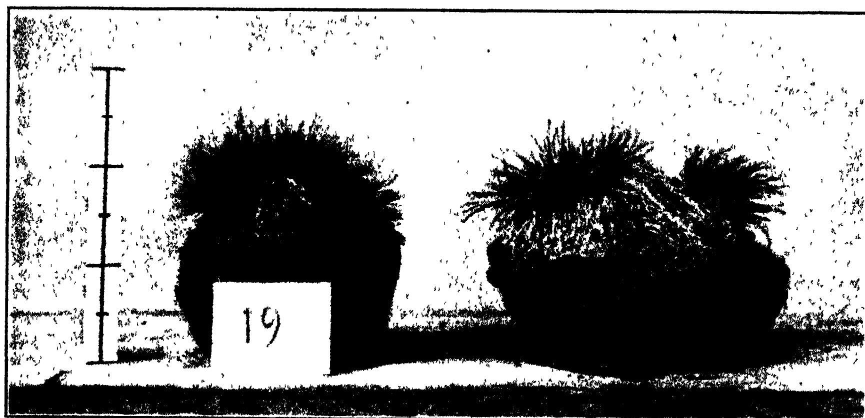


Fig. 2. Normalgeschlechtliche Individuen der Finseserie (Nr. 25), Sommer 1925.

Die systematische Stellung der sogen. f. *vivipara* dürfte vielleicht am zweckmässigsten an dieser Stelle berührt werden, wenn auch Grund vorhanden ist, auf diese Frage im Folgenden ausführlicher zurückzukommen. HACKEL (1882) führt diese Form als subvar. (mit den Synonymen *F. o. β vivipara* L. und *F. vivipara* SMITH) unter var. *supina* (syn. *F. supina* SCHUR.) auf. Es muss hierbei zuerst untersucht werden, ob diese var. *supina* in Skandinavien vorkommt. Nach der Diagnose hat sie niedrigen Wuchs, nur 2—4 cm lange Rispe und die Scheiden sind, von der Basis an gerechnet, bis zu $^1/_3$ geschlossen. Das letztgenannte Kennzeichen ist wohl als Hauptkennzeichen zu betrachten. Bei der var. *vulgaris* sollen die Scheiden nach HACKEL nur an der Basis selbst geschlossen sein. Die Untersuchungen in bezug auf das Scheidenkennzeichen, die ich an meinem kultivierten Material unter Einhaltung aller Vorsichtsmassnahmen (siehe HACKEL 1882,

S. 12) ausgeführt habe, haben indessen ergeben, dass dieses Kennzeichen, wenigstens was das skandinavische Material betrifft, wertlos ist. Die Untersuchungen wurden Ende Mai 1926 ausgeführt. Prüfen wir zuerst die Tabelle 9, in der die Mittelwerte in mm, basiert auf Messung von 5 Scheiden jeder Pflanze, für die Länge der offenen und geschlossenen Partie an 5 Individuen von 4 verschiedenen Serien, angegeben sind, finden wir, dass die Länge des geschlossenen Teils der Scheide an Individuen der gleichen Serie höchst beträchtlich variiert. Auch kann hinsichtlich der in Frage stehenden Eigenschaft kein für die verschiedenen Serien charakteristischer Zug wahrgenommen werden. Gehen wir darauf zu Tabelle 10, in der die Länge der offenen und geschlossenen Partie der Scheide von 20 Sprossen an ein und

TABELLE 9. *Mittlere Länge der offenen und geschlossenen Partie der Scheide an Individuen verschiedener Serien.*

Bromölla	Scheide		Öland	Scheide		Luleå	Scheide		Vasarajaure	Scheide	
	Offener Teil	Geschlossener Teil		Offener Teil	Geschlossener Teil		Offener Teil	Geschlossener Teil		Offener Teil	Geschlossener Teil
359,2	18,0	10,1	627,1	26,2	8,1	441,1	27,2	12,14	808,1	18,6	8,0
4	16,4	8,3	3	18,3	7,0	7	28,6	8,3	2	14,8	11,0
7	17,3	3,1	6	22,1	9,5	9	33,0	8,4	3	19,8	5,4
12	13,2	8,4	8	28,6	7,3	11	28,4	4,6	4	19,8	9,2
17	16,0	4,0	9	19,0	6,2	13	21,8	2,6	5	19,2	5,2

demselben Individuum für drei Pflanzen verschiedener Serien (Dalby, Stockholm und Dovre) angegeben ist, so finden wir an den verschiedenen Sprossen des gleichen Individuums eine so grosse Variation, dass die Verwendung des fraglichen Kennzeichens als systematisches Diagnosticum als unmöglich betrachtet werden muss. Wenn auf die erhaltenen Mittelwerte Rücksicht genommen wird, so ist die Scheide in allen drei Fällen mehr als zu $^{1}/_{3}$ geschlossen; das Individuum von Stockholm hat die Scheide zu bedeutend mehr als $^{1}/_{3}$ geschlossen.

Die Untersuchungen sowie das Studium von Herbarmaterial haben mich davon überzeugt, dass es in bezug auf die Variation im Scheidencharakter der skandinavischen *Festuca ovina*-Typen unmöglich ist, aus diesem Material eine var. *supina* auszuscheiden. Diese Varietät wäre demnach aus der skandinavischen Flora zu streichen. Hinsichtlich der Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung dieser Varie-

tät, wie sie in der Alpenkette vorkommt, von den in Mitteleuropa wachsenden Niederungsformen von *Festuca ovina* fehlen mir hinreichende Kenntnisse.

TABELLE 10. *Länge der offenen und geschlossenen Partie der Scheide an Sprossen des gleichen Individuums.*

Dalby	Scheide		Stockholm	Scheide		Hjerkinn	Scheide	
	Offener Teil	Geschlossener Teil		Offener Teil	Geschlossener Teil		Offener Teil	Geschlossener Teil
$699{,}1_{1}$	11	16	$306{,}1_{1}$	13	13	$593{,}2_{1}$	13	9
1_{2}	10	13	1_{2}	16	15	2_{2}	10	14
1_{3}	15	15	1_{3}	19	12	2_{3}	9	13
1_{4}	12	9	1_{4}	22	13	2_{4}	13	2
1_{5}	19	16	1_{5}	19	15	2_{5}	14	5
1_{6}	11	13	1_{6}	17	14	2_{6}	12	8
1_{7}	15	12	1_{7}	11	10	2_{7}	12	14
1_{8}	12	12	1_{8}	17	8	2_{8}	15	5
1_{9}	8	17	1_{9}	12	13	2_{9}	17	7
1_{10}	17	10	1_{10}	14	11	2_{10}	16	8
1_{11}	20	9	1_{11}	20	10	2_{11}	16	7
1_{12}	8	19	1_{12}	12	13	2_{12}	16	6
1_{13}	11	11	1_{13}	11	19	2_{13}	20	6
1_{14}	13	12	1_{14}	20	7	2_{14}	10	7
1_{15}	15	10	1_{15}	16	11	2_{15}	14	8
1_{16}	13	12	1_{16}	24	9	2_{16}	26	7
1_{17}	22	1	1_{17}	17	5	2_{17}	10	8
1_{18}	10	16	1_{18}	13	19	2_{18}	15	6
1_{19}	16	12	1_{19}	19	15	2_{19}	15	9
1_{20}	17	3	1_{20}	15	18	2_{20}	10	6
Mittelwert	13,8	11,9	—	16,3	12,5	—	14,1	7,8

Aus Obenstehendem ergibt sich, dass unsere sogen. f. *vivipara* auf alle Fälle nicht als Subvarietät unter var. *supina* (SCHUR.) HACK. gestellt werden kann.

Die bei den vergleichenden Versuchen mit normalgeschlechtlichen *F. ovina*-Typen erhaltenen Resultate zeigen, dass sich die die Populationen zusammensetzenden Biotypen keineswegs gleichmässig über das untersuchte Gebiet verteilen. Der mit kleinen Ährchen versehene Typus im südlichsten Teil des Untersuchungsgebietes wird in den nörd-

lichsten Teilen (unterhalb der *regio alpina*) von einem mit relativ grossen Ährchen abgelöst. Das dazwischen liegende Gebiet beherbergt Typen, die in bezug auf die Länge und Blütenanzahl der Ährchen eine intermediäre Stellung einnehmen. Hand in Hand mit dieser Verschiebung geht eine nach Norden zunehmende Frühe der Blütezeit. Die von Alvarterrain stammenden Typen aus dem südlichen und mittleren Schweden weichen von den in diesem Gebiete vorherrschenden Typen sowohl durch ihre frühe Blütezeit und ihren niedrigeren Wuchs wie — wenigstens was den Alvartypus Ölands betrifft — in morphologischen Details ab (siehe ferner hierüber HELLERSTRÖM'S bald erscheinende Arbeit). Sie sind wohl als in der Population, via Selektion gewisser für die hier herrschenden edaphischen Faktoren besonders geeigneten Biotypen, sekundär ausdifferenzierte Anpassungstypen zu betrachten. Der in der *regio alpina* vorkommende Typus unterscheidet sich von dem im nördlichsten Skandinavien vorherrschenden Typus sowohl durch relativ kürzere Ährchen, weniger Blüten in diesen und niedrigeren Wuchs, wie durch grössere Ansprüche an Wasserzufuhr.

Es dürfte wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass diese Typen, die jede für sich sicherlich eine Anzahl verschiedener aber wenigstens in gewissen Eigenschaften doch genetisch nahestehende Biotypen umfasst, verschiedene Ökotypen repräsentieren. Als solche sind sie morphologisch schwieriger auseinander zu halten als die Mehrzahl früher studierter Ökotypen (TURESSON 1922, 1925; FRIES 1925; TEDIN 1925). In der Erwartung grösseren Kulturmaterials von hauptsächlich ausserskandinavischen Ursprunges wird die Gruppierung des Materials in Ökotypen bis auf weiteres verschoben.

III. DIE ERSCHEINUNG DER VIVIPARIE BEI FESTUCA OVINA.

Die Erscheinung, dass bei gewissen Gräsern, modifikativ oder erblich, die Blüten- und Fruchtbildung ganz oder teilweise unterbleibt und anstatt dessen die Ährchen zur Gänze oder nur teilweise in eine blättrige »Bulbille» metamorphosiert werden, nennt man ja mit einem etwas unrichtigen aber herkömmlichen Ausdruck Viviparie. Hinsichtlich Einzelheiten betreffs der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der viviparen Ährchen dürfte es hier genügen auf die ziemlich umfangreiche Literatur dieses Gebietes zu verweisen (GOEBEL 1880, FRANK 1880, EICHLER 1881, HUNGER 1887, EXO 1916). Im allgemeinen haben *Poa alpina* und *P. bulbosa* das Interesse der Forscher auf sich

gelenkt, während über die Viviparieerscheinung bei *Festuca ovina* nur sehr zerstreute und kurze Aufzeichnungen vorliegen.

Indessen war schon LINNÉ von seiner lappländischen Reise her mit der viviparen *F. ovina* wohl vertraut. In seiner Flora Lapponica (LINNÆUS 1737) benannte er sie *Poa spiculis ovato-angustis, vivipara*, und später (LINNÆUS 1759) reihte er sie in jene Gruppe von Gebirgspflanzen ein (u. a. auch Arten der Gattungen *Aira*, *Poa*, *Saxifraga* und *Polygonum* umfassend), die sich wegen klimatischer Misslichkeiten für die Fruchtreife vivipar vermehren. Er untersuchte auch die vivipare *F. ovina* in Kultur und fand sie konstant (LINNÆUS 1755). Unter älteren Kulturversuchen mit viviparer *F. ovina* nennt HACKEL auch die von WITHERING und J. E. SMITH (HACKEL 1882) ausgeführten, die gleichfalls die Konstanz des Materiales ergaben. SCHUSTER (1910) erwähnt in grösster Kürze einen Kulturversuch mit viviparer *F. ovina* aus Norwegen, die, in einem Topf mit günstigem Nährboden gezogen, die Viviparie behielt, was auch mit den von dieser Pflanze stammenden, auf gleichem Substrat gezogenen, Bulbillen der Fall war. Etwas eingehender sind die von JENKIN (1922) ausgeführten Versuche; er fand, dass Bulbillen von viviparen Pflanzen in der Regel nur Pflanzen mit bulbillentragenden Ährchen gaben. Spät auftretende Infloreszenzen dieser Pflanzen hatten indessen in gewissen Jahren normale Blüten, die bei *freiem Verblühen* gut entwickelte Samen ergaben. Es wurden vier Samenpflanzen aufgezogen, und von diesen waren zwei ganz normalgeschlechtlich, die beiden anderen waren dagegen mehr oder weniger vivipar ausgebildet. Gewisse Ährchen dieser Pflanzen waren ganz bulbillentragend, andere hatten normale Blüten im unteren Teil des Ährchens und nur an der Spitze bulbillentragende etc. Aus den Versuchen JENKIN'S ergibt sich also, dass die Viviparie — wenigstens in diesem Material — mit grösster Wahrscheinlichkeit erblich bedingt ist, wenn auch die näheren Vererbungsverhältnisse noch ganz unbekannt sind.

Was ferner die »f. *vivipara*» betrifft, so dürfte sie wohl meistens als begründet einheitlich aufgefasst worden sein. JENKIN glaubt doch zu finden, dass sein Exemplar von North Wales mit der von HACKEL in seiner *Festuca*-Monographie gegebenen Beschreibung nicht völlig übereinstimmt, und HOWARTH (1925), der eine Inventierung der in Grossbritannien vorkommenden Unterarten und Formen von *Festuca ovina* vorgenommen hat, sagt, dass das vivipare *F. ovina*-Material im Linnéherbarium »on the whole with *F. supina*» übereinstimmt, während ein Teil des von J. E. SMITH in Grossbritannien eingesammelten

Materials deutlich von diesem Typus abweicht. Im Gegensatz zu HOWARTH bin ich der Ansicht, dass ein *supina*-Typus aus der in Grossbritannien vorkommenden *F. ovina*-Population ebensowenig ausgeschieden werden kann wie aus der skandinavischen, und dass daher das in Grossbritannien vorkommende vivipare Material (natürlich mit Ausnahme der von HOWARTH auch erwähnten *modifikativ* viviparen Formen vom *capillata*- und *duriuscula*-Typus) zur var. *vulgaris* gerechnet werden muss. — Es sei auch hervorgehoben, dass NORMAN (1893)



Fig. 3. Ganzvivipare Individuen in Kultur seit 1922 (aufgenommen 1924); von Voss (*F. o.* aapm. *rogalandica*), Åreskutan (*F. o.* aapm. *ariæmontana*) und Tännforsen (*F. o.* apm. *tennforsiensis*).

aus Norwegen eine zwischen normalgeschlechtlichem und viviparem Typus stehende Form aufgestellt hat, die er f. *semivivipara* genannt hat.

Wie die Serienzusammenstellung auf Seite 163 zeigt, haben mehrere halb- und ganzvivipare Serien von weit getrennten Stellen der skandinavischen Halbinsel, sowie einige von den Färöinseln und von Schottland, an den Versuchen teilgenommen. Sämtliche Serien haben — mit der Begriffsdistinktion die unten in bezug auf die Viviparie der ganzviviparen Gruppe gemacht wird — in den Kulturen jenen Grad von Viviparie beibehalten, durch den sie sich an ihren natürlichen Standorten auszeichneten. Ein anderes Ergebnis der Kulturversuche ist der bemerkenswerte Polymorphismus, der sowohl in der halb- wie in der ganzviviparen Gruppe herrscht. Von den meisten

Serien sind Bulbillenklonen aufgezogen worden, von denen einige im Folgenden erwähnt werden sollen.

Fig. 3 zeigt drei seit 1922 in Kultur befindliche Individuen aus ganzviviparen Serien (photographiert 1924), nämlich (von links gerechnet) ein Exemplar der Serie Nr. 24 aus Voss in Norwegen, ein Exemplar der Serie Nr. 12 vom Gipfel des Åreskutan in Jämtland sowie schliesslich ein Exemplar der Serie Nr. 13 vom Tännforsen in Jämtland. Der Habitus wechselt etwas mit den ungleichen Witterungs-

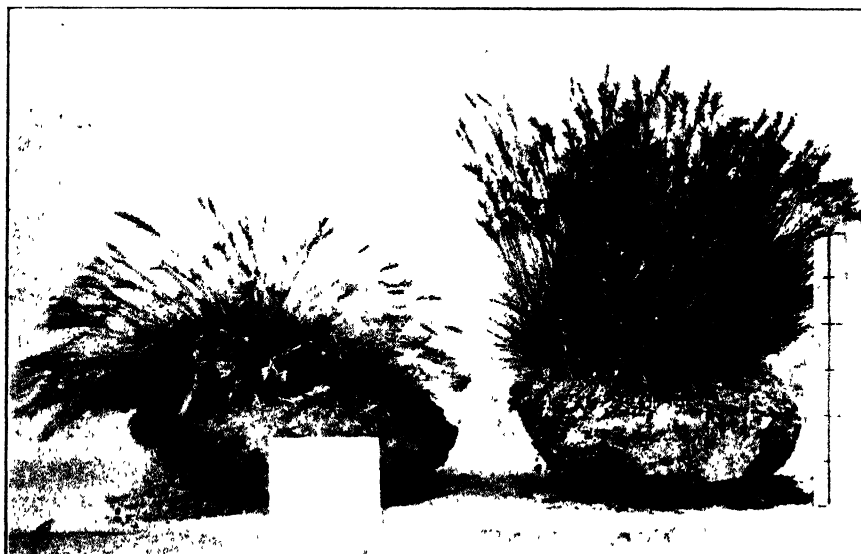


Fig. 4. Die gleichen Individuen von *F. o.* aapm. *ariæmontana* und *F. o.* apm. *tennforsiensis* wie in Fig. 3, aufgenommen im trockenen Sommer 1925.

verhältnissen während der verschiedenen Jahre. Der trockene Sommer 1925 drückte die Höhe der Bulten herab und ergab eine ganze Menge schwach entwickelter Halme. Fig. 4 zeigt eine im Sommer 1925 gemachte Aufnahme der gleichen Individuen vom Åreskutan (links) und vom Tännforsen (rechts) wie die in Fig. 3 wiedergegebene Aufnahme des Sommers 1924. Diesen Sommer (1926) zeigen die Individuen das gleiche Aussehen wie 1924. .Bulbillenklonen dieser zu den Serien Nr. 12, 13 und 24 gehörigen Individuen wurden schon im Herbst 1922 aufgezogen. Diese Klonendeszendenten reproduzierten, wie zu erwarten war, auf ein Haar die Eigenschaften der Mutterindividuen, sowohl in bezug auf das allgemeine Habitusaussehen wie

hinsichtlich des Baues der Bulbillen. Im Sommer 1924 wurden diese Klonendeszendenten zu Ausgangsindividuen für eine zweite Klonengeneration, deren Individuen gleichfalls alle Charakteristika der Ausgangsindividuen beibehielten. Fig. 5 zeigt uns drei 1926 aufgenommene Individuen dieser letzten Klonengeneration, die von dem in Fig. 3 und 4 abgebildeten Urindividuum vom Tännforsen herstammen. Fig. 6 zeigt gleichfalls drei 1926 aufgenommene Individuen dieser letzten Klonengeneration, die von dem in Fig. 3 abgebildeten Urindividuum von Voss in Norwegen stammen. Um mit noch ein paar Bilder die

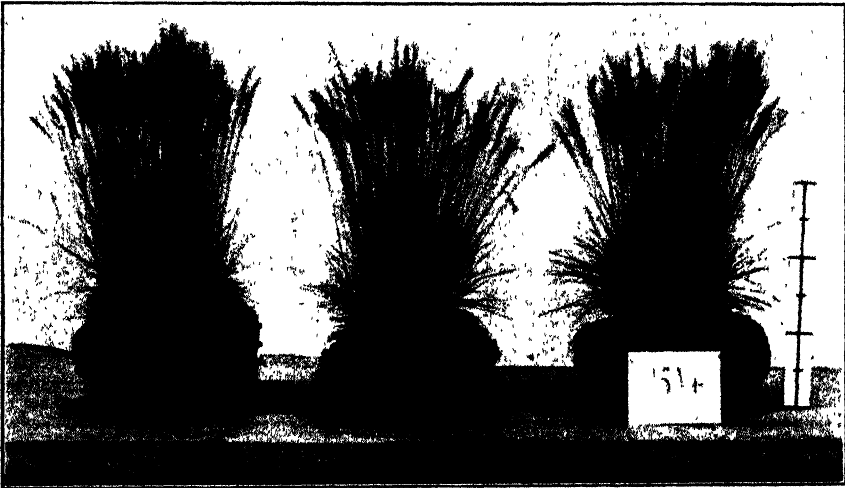


Fig. 5. Individuen von *F. o.* apm. *tennforsiensis* der zweiten Klonengeneration, aufgenommen 1926 und herstammend von dem in Fig. 3 und 4 abgebildeten Urindividuum.

Gleichförmigkeit innerhalb der Klonen, wie die grossen Typenverschiedenheiten zu beleuchten, die zwischen Material von verschiedenen Lokalen vorhanden sind, werden in Fig. 7 einige Klonenindividuen wiedergegeben, die von einem der zu Serie Nr. 21 gehörigen ganzviviparen Individuen von Narvik stammen, sowie in Fig. 8 ebenfalls einige Klonenindividuen, die von einem zur Serie Nr. 22 gehörigen ganzviviparen Individuum von Svolvær, Lofoten, Norwegen, stammen. Diese Klonenindividuen, wie auch andere aus den Serien Nr. 17, 18, 19 und 20 aufgezogene, weichen von den zur entsprechenden Serie gehörigen Urindividuen in keiner Weise ab, sondern reproduzieren getreu die Kennzeichen dieser Individuen in allen ihren Details.

Gemeinsam für die in der Übersicht (S. 163) und die im Vorstehenden diskutierten Serien von ganzviviparem Typus ist, dass alle, mit

Ausnahme der Tännforsenserie (Nr. 13), wenigstens während gewissen Jahren kleine und schwache Spätsprosse mit normalgeschlechtlichen Ährchen entwickeln. Die Staubgefässe in den Blüten sind oft klein und verkümmert, ebenso die Pistille, aber in gewissen Jahren, z. B. im heurigen, können anscheinend gut ausgebildete Samen zur Entwicklung gelangen. Dies stimmt also mit dem von JENKIN (1922) gefundenen Verhältnis überein. Die zur Tännforsenserie gehörigen Individuen, wie auch die von diesen abstammenden Klonenindividuen, haben dagegen bisher keine normalgeschlechtlichen Spätsprosse ent-



Fig. 6. Individuen von *F. o.* aapm. *rogalandica* der zweiten Klonengeneration, aufgenommen 1926 und herstammend von dem in Fig. 3 abgebildeten Urindividuum.

wickelt; wahrscheinlich ist diese Form nicht im Stande solche auszubilden. Wie sich übrigens diese in isolierten Spätsprossen in verschiedenen Serien während des heurigen Sommers gebildeten Samen in bezug auf die Vererbung der Viviparie verhalten, hoffe ich bei einer späteren Gelegenheit klarlegen zu können.

Da mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass sich die viviparen Formen dieses Typus an ihren natürlichen Lokalen normal durch Bulbillen und nicht durch Samen fortpflanzen, wenn auch die Fortpflanzung durch Samen nicht ganz ausgeschlossen ist, so dürfte es einigermassen berechtigt sein, diese in einer Gruppe unter der allgemeinen Bezeichnung ganzvivipar zusammenzufassen. Wir werden später bei der endgültigen Klassifizierung der verschiedenen Typen die notwendige Distinktion machen zwischen ganzviviparen Formen vom Tännforsentypus und ganzviviparen Formen des anscheinend verbreiteteren und in gewissen Jahren, wenigstens im kultivierten Zustand, mit normalgeschlechtlichen und schwachen Spätährchen ausgerüsteten

Typus. Diese ganzviviparen Typen haben auch gemeinsam, dass ihre Bulbillen in weit höherem Grade zweckmässig differenziert sind als die der halbviviparen, indem sie, während sie noch in der Mutterpflanze sitzen, von der Bulbillenbasis aus Adventivwurzeln in Übereinstimmung mit den Bulbillen bei viviparen Formen von *Poa alpina* und *Poa bulbosa* entwickeln. Diese Adventivwurzelbildung hat jährlich (mit Ausnahme des trockenen Sommers 1925) an den ganzviviparen Typen in den Kulturen beobachtet werden können, dagegen nie am kultivierten Material vom halbviviparen Typus. Die Wurzelbildung an der Bulbillenbasis kann auch an gepresstem Herbarmaterial von



Fig. 7. Ganzvivipare Klonenindividuen von *F. o.* sapm. *abiscoënsis.*

ganzviviparem Typus beobachtet werden, vorausgesetzt dass die Bulbillen gut »ausgereift» sind, was jedoch an dem in den allgemeinen Herbarien befindlichen Material leider selten der Fall ist.

Die zur halbviviparen Gruppe gehörenden Formen bilden eine bunte Mischung, wo die verschiedenen Formen Normalgeschlechtlichkeit mit Viviparie in ungleichem Grade kombinieren, aber doch mit während der verschiedenen Jahre konstanten Beibehalten der für die Form charakteristischen Kombination. Bei den am häufigsten vorkommenden Formen sind die Ährchen in allen gut entwickelten Infloreszenzen nur an der Spitze metamorphosiert und bulbillentragend, während sie an der Basis mit 1—3 normalen Blüten mit normaler Fruktifikation versehen sind. Bei gewissen Formen ist nur die unterste Blüte vollständig. Blüte Nr. 2 ist mit Palea inferior und P. superior ausgerüstet, hat aber verkümmerte oder gar keine Staubgefässe; bei anderen Formen wiederum fehlen sogar der untersten Blüte in gewissen Ähr-

chen die Staubgefässe, während sowohl Palea inferior wie P. superior vorhanden sind (den Bulbillen des ganzviviparen Typus fehlt die Palea superior total). Wiederum bei anderen Formen dieser Gruppe sind einige Ährchen (die basalen) der Rispe normal ausgebildet, während gewisse andere Ährchen der Rispe 3—5 normale Blüten und nur die Spitze der Ährchen metamorphosiert und bulbillentragend haben. Mit derartigen Formen stimmt die früher erwähnte, von NORMAN aufgestellte *f. semivivipara* überein. Das Extrem in der Richtung gegen Normalgeschlechtlichkeit wird durch die als halbvivipar gruppierten Individuen von Luleå (Serie Nr. 14) repräsentiert. Hier sind die

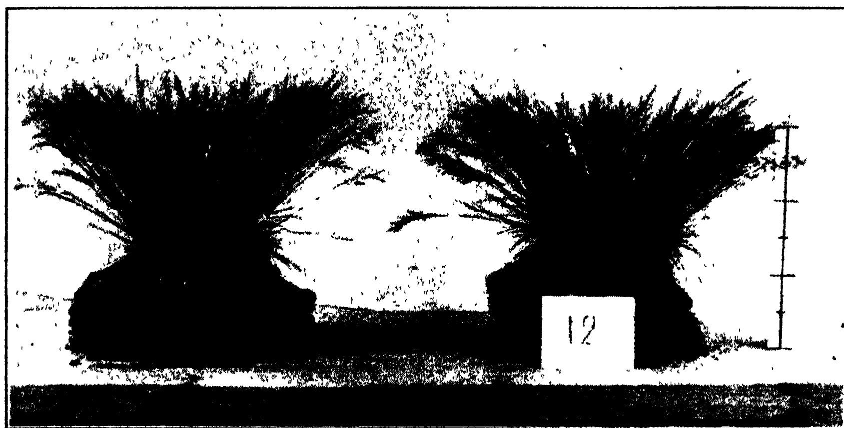


Fig. 8. Ganzvivipare Klonenindividuen von *F. o.* aapm. *norvegica.*

meisten Halme der Bulte mit normalen Infloreszenzen versehen; einige Infloreszenzen sind indessen mit an der Spitze metamorphosierten und bulbillentragenden Ährchen versehen. Gewisse der zu dieser Serie gehörenden halbviviparen Individuen zeigen übrigens Bildungsabweichungen verschiedener Art. Von diesen können gewisse von Jahr zu Jahr und in verschiedenem Umfange wiederkehren, während andere wahrscheinlich rein modifikativ verursacht sind. Häufig kommt es vor, dass sich vom Gipfel einer Bulbille, mit normalen Blüten besetzte Spätährchen entwickeln (siehe Fig. 9 ganz links). Derartige Bildungsabweichungen können mit Leichtigkeit auch in anderen halbviviparen Serien angetroffen werden, sie sind aber nicht so häufig wie in dieser Serie, wo sich z. B. alle von JENKIN (1922) erwähnten Fälle von Abweichungen demonstrieren lassen. Im übrigen erinnert diese halbvivipare Serie von Luleå sehr an eine stark aufspaltende Kreuzung (siehe Fig. 9).

Die halbviviparen Formen eignen sich natürlich in hohem Grade zu Studien über die Vererbung der Viviparie, da ja Samen mit Leichtigkeit erhalten werden können. Jetzt kann jedoch noch nichts darüber gesagt werden, da die Versuche bisher in allzu geringem Umfange ausgeführt worden sind. Hinsichtlich der Bulbillenfortpflanzung der halbviviparen Formen dürfte in Frage gesetzt werden können, ob die extrem gegen die Normalgeschlechtlichkeit gehenden Formen, wie der

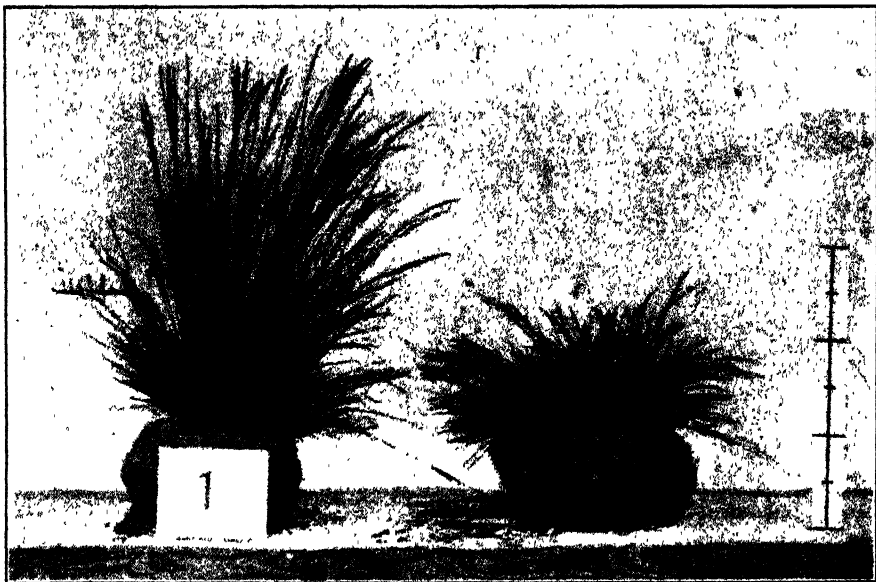


Fig. 9. Halbvivipare Individuen von Luleå (Nr. 14).

von NORMAN beschriebene *semivivipara*-Typus und der Luleå-Typus an ihren natürlichen Standorten sich durch Bulbillen fortpflanzen können. Die Bulbillen dieser beiden sind ja klein und undifferenziert und dürften offenbar schlechte Fortpflanzungseinheiten repräsentieren. In Frühbeete gesetzt und gut gepflegt haben sie sich indessen als entwicklungsfähig erwiesen. Derartige Klonen wurden im vorigen Sommer aufgelegt, die Individuen haben aber noch keine Infloreszenzen entwickelt. Dass die Bulbillen der übrigen, weniger gegen Normalgeschlechtlichkeit gehenden Formen ausgezeichnete Fortpflanzungseinheiten repräsentieren — wenn sie auch gegenüber den Bulbillen der ganzviviparen zurückstehen müssen — dürfte ausser jeden Zweifel stehen.

Die im Vorstehenden geschilderte Formmannigfaltigkeit in bezug auf den Fortpflanzungstypus bei *Festuca ovina* hat unzweideutig gezeigt, dass den einzelnen Fortpflanzungstypen erbliche Verschiedenheiten zugrunde liegen. Einerseits haben wir den normalgeschlechtlichen Formenkomplex, dessen Formen aber unter abnormen Verhältnissen zweifellos *modifikativ* vivipare Ährchen ausbilden können. Dies in Übereinstimmung mit z. B. normalgeschlechtlichen *Phleum pratense* (SCHUSTER 1910), *Poa trivialis* (JENKIN 1922), *Dactylis glomerata* (TINCKER 1925), *Festuca ovina* var. *capillata* und *duriuscula* (HOWARTH 1925) und vielleicht mehrere Gräser [1]. Das andere Extrem des Fortpflanzungstypus wird vom ganzviviparen Formenkomplex gebildet, dessen Formen sich normal sicherlich ausschliesslich durch vegetative Bulbillenbildung fortpflanzen, von denen aber wenigstens die Mehrzahl unter gewisser äusseren Umständen das Vermögen besitzt, normalgeschlechtliche Ährchen auszubilden. Zwischen diesen Extremen steht der halbvivipare Formenkomplex, der vielleicht der formenreichste ist, und dessen Formen in verschiedenem Grade — aber konstant für jede Form — Normalgeschlechtlichkeit mit Viviparie kombinieren.

Inwiefern die Vielgestaltigkeit des Fortpflanzungstypus bei anderen »viviparen» Gräsern, z. B. bei *Poa alpina* und *P. bulbosa* gleich gross ist wie bei *Festuca ovina*, verbleibt zu untersuchen. Dass sie grösser ist als man gewöhnlich vermutet, ist sehr wahrscheinlich, und würde dies festgestellt, so könnten verschiedene Widersprüche, die noch in bezug auf die einerseits von SCHRÖTER (1908) und SCHUSTER (1910) und andererseits von HUNGER (1887) und EXO (1916) ausgeführten Kulturversuche zur Prüfung der Konstanz des Fortpflanzungstypus verschiedener Formen dieser beiden Arten, aus dem Wege geräumt werden.

Beabsichtigt man eine Gruppierung der Gramineen nach der Natur der Viviparieerscheinung, so dürfte demnach zwischen folgenden Gruppen zu unterscheiden sein:

1. Modifikativ verursachte Viviparie, die wahrscheinlich an zahlreichen oder der Mehrzahl der Arten induziert werden kann, und
2. erblich bedingte Viviparie, die bei einer begrenzten Anzahl von Arten auftritt. Die zu dieser Gruppe gehörigen Arten können je

[1] Das in skandinavischen Herbarien liegende, von Gotland stammende (eingesammelt u. a. von K. A. TH. SETH 1872) und teilweise vivipar ausgebildete *Festuca ovina*-Material gehört zweifellos hierher.

nach der ökologischen Rolle der Viviparie weiter in folgende Untergruppen aufgeteilt werden:

a. Arten, bei denen die die Viviparie verursachenden Erblichkeitsfaktoren ökologisch gesehen wertlos sind. Hierher gehört, nach allem zu urteilen, *Zea mays* (COLLINS 1909).

b. Arten, bei denen die die Viviparie verursachenden Erblichkeitsfaktoren zur Ausbildung von in der Natur konkurrenzkräftigen Anpassungstypen geführt haben. Hierher gehören Arten der Gattungen *Aira*, *Festuca* und *Poa*.

IV. NOMENKLATUR UND SYSTEMATIK VIVIPARER FESTUCA OVINA-TYPEN.

Infolge der Fortpflanzungsart der hier als ganzvivipar bezeichneten Typen, was bei der Tännforsenserie ausschliesslich, bei den übrigen ganzviviparen Serien hauptsächlichst durch vegetative Propagation mittels Bulbillen geschehen dürfte, reproduzieren die aus den Bulbillen heranwachsenden Pflanzen getreu den Charakter der Mutterpflanzen. Vorausgesetzt dass die Nachkommen lebenskräftig sind und dass keine mutativen Veränderungen bei der Bulbillenbildung eintreten, erhalten wir also gleich viele verschiedene Klonen (»Kleinarten» oder »Elementararten») wie die ursprüngliche Anzahl verschiedener ganzviviparer Mutterpflanzen. Dass diese Anzahl nicht sonderlich gering gewesen ist, dafür spricht der Schwarm verschiedener, von einander scharf getrennter Typen von viviparen *F. ovina*, der jetzt die skandinavische Halbinsel und andere Gebiete bewohnt. Die im Folgenden gegebene Übersicht derartiger, bisher unterschiedener Typen bezweckt diese Mannigfaltigkeit zu veranschaulichen, wenn sie auch wegen allzu geringem Material in bezug auf die Anzahl in dieser Gruppe tatsächlich existierender »Kleinarten» als sehr unvollständig bezeichnet werden muss.

Diese im ganzviviparen Formenkomplex existierenden und durch die apomiktische Fortpflanzungsweise fixierten Biotypen sind offenbar mit den dank der apomiktischen Samenbildung entstandenen sogen. Kleinarten z. B. in der Gattung *Hieracium* analog. Mit Ausnahme des Tännforsentypus sind die in der Zusammenstellung in der Gruppe *Viviparæ* angeführten Typen in Übereinstimmung mit den zur Untergattung *Pilosella* gehörigen aposporen Typen fakultativ sexuell, indem die unter gewissen äusseren Bedingungen vorkommenden, spät schiessenden Infloreszenzen normale Blüten tragen, die wenigstens teilweise

mit befruchtungsfähigen sexuellen Embryosäcken und befruchtungsfähigem Pollen ausgerüstet sein dürften. Der Tännforsentypus, der bisher keine mit normalen Blüten ausgerüsteten Ährchen zu entwickeln vermocht hat, dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach einen obligat apomiktischen Typus repräsentieren, der mit den zur Untergattung *Archieracium* gehörigen apogamen Typen analog ist. Die im Vorstehenden als halbvivipar bezeichneten Typen sind in der Übersicht zu einer Gruppe, *Semiviviparæ*, zusammengefasst, deren verschiedene Formen wegen der neben der Bulbillenfortpflanzung normal und bei gewissen in dominierendem Grade herrschenden geschlechtlichen Fortpflanzung ihre Eigenschaften in mannigfaltiger Weise kombinieren, weshalb eine Klassifizierung dieser Formen schwierig durchzuführen sein dürfte.

An dieser Stelle dürften hinsichtlich der geeignetsten Nomenklatur bei der Klassifizierung der zu apomiktischen Pflanzengruppen gehörigen Formen einige Worte am Platze sein. Die von vielen Systematikern verwendete Methode, solche apomiktische Typen, wie z. B. die der Gattungen *Alchemilla*, *Hieracium* und *Taraxacum* als »gute» Arten mit binärer Nomenklatur aufzustellen, erfüllt nur wenig die Ansprüche, die man an eine rationelle Nomenklatur stellen muss. Wenn die Systematik überhaupt etwas von moderner Biologie einigermassen wiederspiegeln soll, und hierbei besonders die Resultate der modernen Erblichkeitsforschung — und das ist wohl die Absicht — dann genügt es nicht Methoden zu benützen, die mit dem Aufstellen der Linnéschen Arten mit Recht als erschöpft betrachtet werden können. Wir müssen, um weiter zu kommen, uns nun ein für alle Male klar machen, dass die Linnéschen Arten, Grossarten, Ökospezien, oder wie man sie nun benennen will, aus einer grossen Anzahl fester oder wenigstens relativ fester Typen, den Biotypen JOHANNSEN'S zusammengesetzt sind. Diese sind ja, um SAMUELSSON zu zitieren, »die einzigen objektiv existierenden Einheiten» (1922, S. 226; SAMUELSSON schreibt allerdings Genotypen anstatt Biotypen, doch dürfte dies ein Lapsus calami sein). Er schliesst sich der Auffassung an, dass die apomiktischen Typen in den apogamen Pflanzengruppen als sogen. gute Arten zu betrachten und zu behandeln sind. Derselbe Verf. schreibt im nächsten Absatz: »Aber kein vernünftiger Mensch wird wohl diese heutzutage als »Arten» behandeln». Das ist aber gerade das was sowohl SAMUELSSON wie andere, in sonstigen Hinsichten sicherlich ausgezeichnet vernünftige Forscher tun, wenn sie die apomiktischen Typen

z. B. in den Gattungen *Alchemilla*, *Hieracium* und *Taraxacum* als sogen. gute Arten betrachten und behandeln.

Diese verschiedenen Typen sind ja nichts anderes als ebenso viele durch Apomixis fixierte und zu grösseren oder kleineren Klonenkolo-



Fig. 10. Rispen kultivierter Exemplare von *F. ovina* sspm. *færoënsis*. (Bulbillen nicht völlig entwickelt). (1/1).

nien vervielfachte Biotypen. Als solche verdienen sie mit besonderen Namen belegt zu werden, dies darf aber nicht so geschehen, dass ihre wirkliche Natur verschleiert wird. Es könnte allerdings die Frage aufgeworfen werden, die auch TÄCKHOLM (1922, S. 367), wenn auch in anderem Zusammenhang, gestellt hat, ob nicht diese innerhalb der

apomiktischen Gruppen aufgestellten Einheiten mehrere, erblich verschiedene Biotypen umfassen. Dies glaubte ja u. a. LINDBERG (1909) hinsichtlich der BUSERschen *Alchemilla*-Arten zu finden, und in bezug auf die Gattung *Rosa* finden wir ähnliche Angaben bei TÄCKHOLM



Fig. 11. Rispen kultivierter Exemplare von *F. ovina* aapm. *nuoljæa*. (1/1).

(1922, S. 316—317, 327—328). Von gewissen Systematikern werden indessen diese letzteren Einheiten fortwährend als Arten oder wenigstens als Subspezies aufgefasst, was ja auch eine konsequente Folge der Ansicht dieser Systematiker bezeichnet, dass Phänotypengruppen,

die scharf und deutlich von einander unterschieden sind, Arten repräsentieren.

In bezug auf amphimiktisch sich fortpflanzende Arten verhält es sich ja oft so, dass alle zu einem Bestand gehörigen Individuen eines Fremdbestäubers verschiedene Biotypen repräsentieren. Diese können aber gleich den Biotypen eines Selbstbestäubers isoliert und vermehrt werden, insofern sie sich vegetativ vermehren oder zur Selbstbefruchtung zwingen lassen. In der Regel werden nur wenige und dann meistens nur die hervortretenderen der verschiedenen geschlechtlichen Biotypen einer Art mit besonderen Namen belegt, und dann gewöhnlich mit Varietätsnamen. Bei vorhandenem Bedarf und aus praktischen Gründen wird jedoch mitunter eine grössere Anzahl verschiedener sexueller Biotypen mit besonderen Namen oder einer anderen Bezeichnung belegt; so z. B. Züchtungsprodukte (siehe z. B. TEDIN u. WITT 1899 und 1900).

Wenn wir also von der von SAMUELSSON und anderen Forschern betonten Artauffassung Abstand nehmen müssen, die bei DU RIETZ (1923, S. 241) in dem Satze »eine Art ist eine Art, ganz gleichgültig ob sie *Diapensia lapponica*, *Viola tricolor* oder *Hieracium marginelliceps* heisst» Ausdruck gefunden hat, so finden wir es umso berechtigter den Satz hervorzuheben, dass ein Biotypus ein Biotypus ist, ganz gleichgültig ob er sich apo- oder amphimiktisch fortpflanzt. Deshalb soll er auch nomenklatorisch gleichartig behandelt werden, und nicht im einen Fall unter der Bezeichnung Art, im anderen unter der Bezeichnung Varietät gehen.

Es erscheint mir daher aus oben genannten Gründen notwendig, einige neue Bezeichnungen einzuführen, die bei vorliegendem Bedarf verwendet werden können und gerade die systematische Valeur der aufgestellten Einheiten angeben sollen. Ich schlage deshalb vor, dass ein Biotypus der ausschliesslich auf die Fortpflanzung auf apomiktischem Wege angewiesen ist (durch Apogamie oder vegetative Propagation) nomenklatorisch als *forma apomicta* bezeichnet werden soll; der Kürze halber erlaube ich mir den Term *Apomikt* zu verwenden (mit der Verkürzung *apm.* vor dem Biotypusnamen). Einen Biotypus, der obligat sexuell ist, und demnach in voller Ausdehnung mit anderen Biotypen gekreuzt werden kann, erlaube ich mir nomenklatorisch als *forma amphimicta*, verkürzt *Amphimikt* (vor dem Biotypusnamen *amph.)* zu benennen. Wenn schliesslich ein Biotypus so beschaffen ist, dass er neben apomiktischer Fortpflanzung eine gleichzeitige *fakultative* Sexualität nicht ausschliesst (wie bei Aposporie, Nuzellarembryonie

und Viviparie), gestatte ich mir ihn nomenklatorisch *forma amphi-apomicta* zu nennen, verkürzt *Amphi-Apomikt* (vor dem Biotypusnamen *aapm.*). Sollte es sich als notwendig herausstellen, auch Bio-

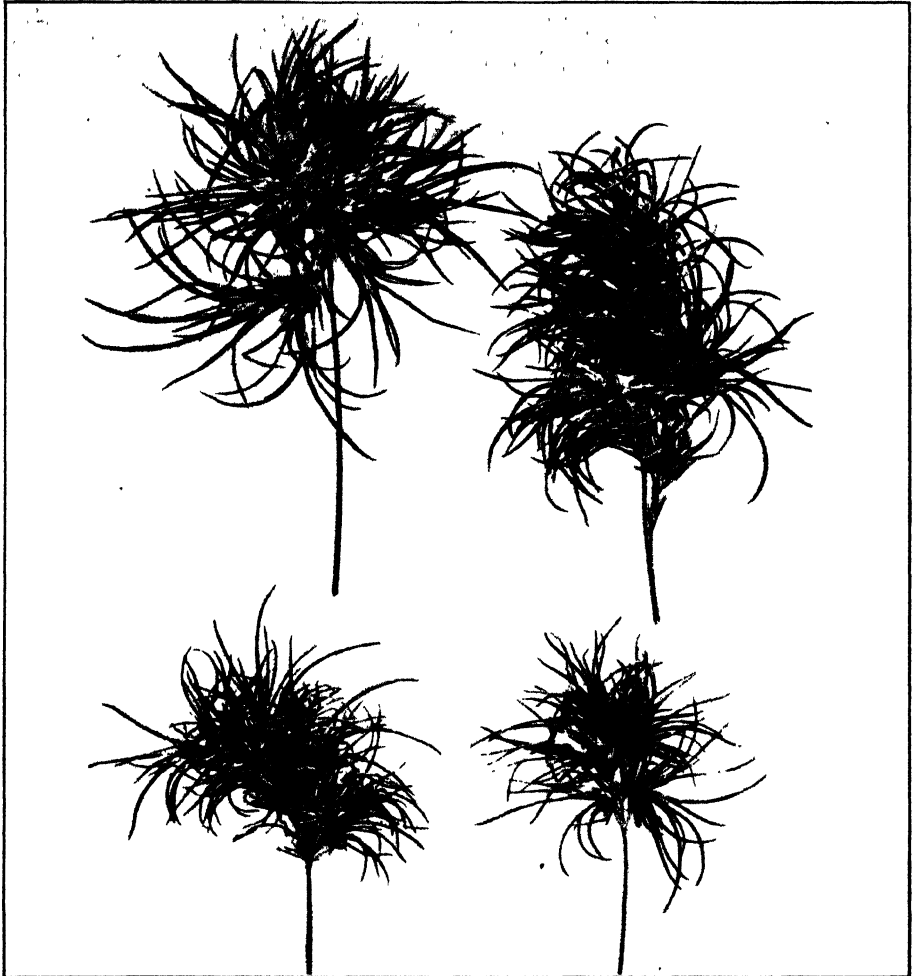


Fig. 12. Rispen kultivierter Exemplare von *F. ovina* apm. *tennforsiensis* (oberst) und von *F. ovina* aapm. *rogalandica* (unten). (1/1).

typen mit Namen zu belegen, die neben der sexuellen Fortpflanzung gleichzeitig *fakultative* Apomixis nicht ausschliesslich (wie z. B. ein ziemlicher Teil der in der Gruppe *Semiviviparæ* der Zusammenstellung angeführten *Festuca ovina*-Formen), so würde man einen Biotypus

dieser Art als *forma apo-amphimicta*, verkürzt *Apo-Amphimikt* bezeichnen können (vor dem Biotypusnamen *aamph.*).

Die apogamen *Archieracium*-Arten repräsentieren nach dieser Terminologie Apomikten, und *Alchemilla vulgaris* L. kommt mit den BUSERschen Arten (und eventuell noch niedrigeren Einheiten) als subordinierte Apomikten wieder zu Ehren. Die *Pilosella*-Arten repräsentieren andererseits Amphi-Apomikten (natürlich mit Ausnahme von *H. auricula*, die ja obligat sexuell ist), gleichwie die Mehrzahl der in folgender Typenübersicht aufgenommenen, zur Gruppe *Viviparæ* gehörigen *Festuca ovina*-Typen. Der Tännforsentypus dürfte indessen einen Apomikt repräsentieren, da an ihm nie normale Blüten in den Spätinfloreszenzen beobachtet worden sind. Es ist auch möglich, dass sich bei eingehenden Untersuchungen herausstellt, dass gewisse der jetzt als Amphi-Apomikten bezeichneten viviparen *F. ovina*-Formen sowohl männlich wie weiblich steril sind, in welchem Falle sie als Apomikten zu bezeichnen wären.

Wie aus der Typenübersicht auf Seite 193—195 hervorgeht, unterscheiden sich die verschiedenen Typen durch die im Schema angegebenen Kennzeichen scharf und deutlich von einander. Durch die fortschreitende, aber für jeden Typus charakteristische Metamorphosierung des Ährchens lässt sich eine Gruppierung durchführen, indem eine Gruppe Typen dadurch charakterisiert wird, dass die 3—4 untersten Glumæ, wenigstens in den basalen Ährchen, gar nicht oder wenig metamorphosiert sind [1]. Die nächste Stufe der Metamorphosierung wird durch eine Gruppe von Typen gekennzeichnet, die Glumæ III und IV der mittleren und basalen Ährchen metamorphosiert haben. Am weitesten vorgeschritten ist die Metamorphosierung bei aapm. *vossiensis*, die Gluma II in den gipfelständigen Ährchen metamorphosiert und 8—12 mm lang, zuweilen länger hat. Innerhalb dieser Metamorphosierungsgruppen lassen sich dann, wie sich aus der Zusammenstellung ergibt, durch Charakteristika des Aussehens von Glumæ I und II, des Aussehens der Bulbillen etc. verschiedene Typen unterscheiden. Es sei erwähnt, dass diese Charakteristika auch deutlich an Herbarmaterial hervortreten, insofern das Material eingesammelt worden ist, wenn die Bulbillen einigermassen gut entwickelt gewesen sind. Die aufgestellten

[1] Der Einfachheit halber unterscheide ich hier nicht zwischen Glumæ und Paleæ inferiores (Deckspelze), sondern nenne alle untersten Spelzen, ob metamorphosiert oder nicht, Glumæ. Gluma IV entspricht demnach Palea inferior in der Blüte Nr. 2 in einem normalen Ährchen — eine Bezeichnungsweise, die unter anderem von HACKEL (1882) verwendet worden ist.

Typen haben mit Ausnahme von aapm. *islandica* (dieser repräsentiert einen besonders charakteristischen Typus und liegt im Kopenhagener Herbar, und wurde von HELGI JÓNSSON beim Hafnarfjord auf W. Island 1897 eingesammelt) alle an den vergleichenden Versuchen teilgenommen und sind demnach in erster Hand auf lebendes Material errichtet.

ÜBERSICHT ÜBER BISHER UNTERSCHIEDENE APO- UND AMPHI-APOMIKTEN VON FESTUCA OVINA L.

A. Ährchen höchstens an der Spitze metamorphosiert und bulbillentragend, an der Basis mit 1—mehreren normalen Blüten und normalen Fruchtansatz versehen. Die Bulbillen, solange sie auf der Mutterpflanze sitzen, nie mit Adventivwurzeln versehen.
Gruppe **Semiviviparæ.**

B. Ährchen in allen gut entwickelten Infloreszenzen gänzlich metamorphosiert. Infloreszenzen spät schossender, schwacher Halme zuweilen (wenigstens unter Kulturverhältnissen) mit gewissen Ährchen normal ausgebildet oder nur teilweise metamorphosiert. Reife Bulbillen entwickeln oft Adventivwurzeln während sie noch auf der Mutterpflanze sitzen. Gruppe **Viviparæ.**

I. Glumæ I und II nicht sichtlich metamorphosiert.

A. Die 3—4 untersten Glumæ wenigstens in den basalen Ährchen gar nicht oder wenig metamorphosiert. Gluma IV nicht doppelt so lang wie Gluma II.

1. Gluma II gleichwie die übrigen unteren Glumæ kurz behaart.

a. Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit kurzer Spitze (ungefähr 0,5 mm lang).

* Bulbillen zur Reife lang und schmal, in einer dichten und buschigen Rispe gesammelt und mit kräftiger Adventivwurzelbildung (Fig. 10).
aapm. *færoënsis.*

** Bulbillen mittelgross (bis zu 35 mm lang); Rispe ziemlich locker, Adventivwurzelbildung schwach.
. aapm. *jemtlandica.*

b. Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit lange ausgezogener Spitze (ungefähr 1 mm lang). aapm. *abiscoënsis.*

2. Gluma II glatt, gleichwie die übrigen unteren Glumæ,

oder höchstens gegen die Spitze mit kleinen, spärlichen Borstenhaaren versehen.

a. Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit kurzer Spitze.

* Bulbillen zur Reife lang und schmal, in einer dichten und buschigen Rispe gesammelt und mit kräftiger Adventivwurzelbildung.

aapm. *vaagensis.*

** Bulbillen von Mittelgrösse; Rispen ziemlich locker und Adventivwurzelbildung schwach.

† Gluma II mit querstumpfer Spitze. Halm schlank. aapm. *ariæmontana.*

†† Gluma II gegen die Spitze allmählich schmäler werdend. Halm grob (Fig. 13).

aapm. *norvegica.*

b. Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit lange ausgezogener Spitze.

aapm. *torniensis.*

B. Glumæ III und IV in den mittleren und basalen Ährchen metamorphosiert. Gluma IV doppelt so lang oder länger als Gluma II.

1. Rispe verbreitert und buschig. Halm schwach, sich bald neigend. Die Spreiten der Bulbillenblätter nicht merkbar erhöht nervig.

a. Gluma II glatt, gleichwie die übrigen unteren Glumæ, oder höchstens gegen die Spitze mit kleinen, spärlichen Borstenhaaren versehen.

* Gluma II in den mittleren und basalen Ährchen 4—5 mm lang, oft rein grün wie die übrigen unteren Glumæ.

† Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen in eine lange Spitze ausgezogen (Fig. 11 u. 14). aapm. *nuoljæa.*

†† Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit kurzer Spitze.

aapm. *killinensis.*

** Gluma II in den mittleren und basalen Ährchen 3—4 mm lang, Glumæ I und II glauceszent.

aapm. *hordalandica.*

b. Gluma II kurz behaart, wie die übrigen unteren Glumæ, ungefähr 1 mm breit. Rispe nicht einseitig.
* Bulbillen mittelgross (bis zu 35 mm lang).
† Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen in eine lange Spitze ausgezogen. aapm. *lapponica.*
†† Gluma I in den mittleren und gipfelständigen Ährchen mit kurzer Spitze. aapm. *scotica.*
** Bulbillen kräftig, biz zu 50 mm lang. aapm. *svolværiensis.*
c. Gluma II kurz behaart oder dichthaarig, ungefähr 1,5 mm breit. Rispe oft einseitig. Bulbillen kräftig, bis zu 50 mm lang.
* Gluma II spärlich kurz behaart. aapm. *islandica.*
** Gluma II dicht haarig. aapm. *nordlandica.*
2. Rispe zusammengezogen, mit dicht sitzenden Bulbillen. Halm steif und aufrecht. Bulbillenblattspreiten (besonders nach dem Trocknen) mit stark erhöhten Nerven; die Rippen behaart.
a. Hochwüchsig. Gluma II spärlich behaart wie die übrigen unteren Glumæ (Fig. 12 u. 13). apm. *tennforsiensis.*
b. Von niedrigem Wuchs. Gluma II glatt wie die übrigen unteren Glumæ (Fig. 12 u. 14). aapm. *rogalandica.*
II. Gluma II in den gipfelständigen Ährchen metamorphosiert, 8—12 mm lang, zuweilen länger (Fig. 14). aapm. *vossiensis.*

Von den aufgestellten Amphi-Apomikten zeigen aapm. *færoënsis* und aapm. *vaagensis* habituell grosse Ähnlichkeit und dürften sich nur durch die Behaarung der unteren Glumæ von einander unterscheiden. Der zuerst genannte scheint auf der Inselgruppe die grösste Verbreitung zu haben und ist an allen in der Serienzusammenstellung (S. 163) angegebenen Lokalen eingesammelt worden. Aapm. *vaagensis*, von Vaag auf der Suderö, der südlichsten Insel der Inselgruppe, liegt in skandinavischen Herbarien auch noch von einigen anderen Lokalen der Inselgruppe. Die beiden Typen kommen, wie zugängliches Herbarmaterial zeigt, ausserdem noch auf Island vor. Aapm. *jemtlandica* ist, nach dem Herbarmaterial zu urteilen, in den Gebirgsgegenden Jämt-



Fig. 13. Basale Bulbillen von *F. ovina* aapm. *norvegica* (oberst; an der rechten Bulbille sind die unteren Glumæ entfernt um die Adventivwurzelbildung zu zeigen) und von *F. o.* apm. *tennforsiensis* (unten; die Bulbillen rechts zeigen die Adventivwurzelbildung). (2/1).

lands und Härjedalens weit verbreitet. Aapm. *abiscoënsis* und aapm. *torniensis* scheinen sich nur in bezug auf die Behaarung der unteren Glumæ zu unterscheiden. Nach Herbarmaterial zu urteilen scheinen beide in Torne Lappmark weit verbreitet zu sein; aapm. *abiscoënsis* ist ausserdem bei Narvik in Norwegen angetroffen worden. Aapm. *ariæmontana* (vom Gipfel des Åreskutan, Seriennummer 12) ist ein schlanker Typus mit früh »reifenden» Bulbillen und ist in dieser Hinsicht scharf vom aapm. *norvegica* (Seriennummer 22) unterschieden, der nach skandinavischen Herbarien zu urteilen grosse Verbreitung in den norwegischen Küstengebieten hat. Von den Amphi-Apomikten *nuoljæa* und *lapponica*, die gleichfalls habituell mit einander übereinstimmen und sich nur durch die verschiedene Behaarung der Glumæ unterscheiden dürften, dürfte die letztgenannte die grösste Verbreitung haben. Aapm. *killinensis* (benannt nach dem kleinen Dorfe Killin in Perth, Schottland, wo dieser Typus häufig ist) und *scotica* repräsentieren ein ähnliches Paar. Die Amphi-Apomikten *svolværiensis* und *nordlandica* sind beide kräftige Typen, von denen die letztgenannte, wenn man nach dem Herbarmaterial urteilen darf, die grösste Verbreitung haben dürfte. Von den übrigen ist aapm. *vossiensis* bisher nur von Voss in Norwegen bekannt. Dieser Typus ist aapm. *rogalandica* (die ausser den in Kultur stehenden Serien in ausgezeichnet typischen Exemplaren im Herbarium Osloensis liegt, eingesammelt von SCHÜBELER bei Skudesnes in Rogaland 1854) habituell sehr ähnlich. Aapm. *hordalandica* scheint den beiden letztgenannten, wenigstens in habitueller Hinsicht, nahe zu stehen. Apm. *tennforsiensis* vom Tännforsen in Jämtland hat noch an keinem anderen Lokal festgestellt werden können. Er repräsentiert einen aussergewöhnlich schönen Typus, der durch seine starken, aufrechten Halme auch in habitueller Hinsicht von den übrigen Typen abweicht.

Gewisse der oben unterschiedenen Typen haben unzweifelhaft eine sehr begrenzte Verbreitung. Dies dürfte z. B. mit aapm. *ariæmontana* vom Gipfel des Åreskutan und apm. *tennforsiensis* vom Tännforsen in Jämtland der Fall sein. Auch in dieser Hinsicht zeigen also gewisse der viviparen *F. ovina*-Typen Übereinstimmung mit gewissen »Kleinarten» z. B. in den Gattungen *Hieracium* und *Rosa*. Ein weiteres Studium wird wahrscheinlich die Anzahl derartiger, stark lokalbegrenzter Typen höchst wesentlich vermehren.

Inwiefern es bei Zugang zu reichhaltigem Material möglich sein wird, die zahlreichen Typen von einander abzugrenzen und zu unterscheiden, die zur Gruppe *Semiviviparæ* vereinigt worden sind, ist



Fig. 14. Basale Bulbillen von *F. o.* aapm. *rogalandica* (oberst; an der Bulbille rechts sind die Glumæ entfernt um die Adventivwurzelbildung zu zeigen), *F. o.* aapm. *vossiensis* (in der Mitte) und *F. o.* aapm. *nuoljœa* (unten im Bilde). (2/1).

zweifelhafter. Diese Typen kommen oft zusammen mit den Typen der Gruppe *Viviparæ* vor und haben grosse Verbreitung. Wegen der neben der Bulbillenfortpflanzung vorkommenden sexuellen Fortpflanzung, was ja bei diesen Typen normal ist und bei gewissen in hohem Grade dominiert, sind alle möglichen Umkombinationen zu erwarten, was die Klassifizierung der Typen offenbar in mindestens gleich hohem Grade erschwert wie in gewissen partiell apomiktischen Gruppen, z. B. in den Gattungen *Hieracium* und *Rosa*. Die Möglichkeiten, eine derartige Klassifikation innerhalb der Gruppe *Semiviviparæ* wie auch innerhalb Gruppen anderer viviparer Gramineen durchzuführen, hoffe ich bei späterer Gelegenheit eingehender behandeln zu können. Ich hoffe dann auch einen Beitrag zu Beleuchtung der Frage geben zu können, wie diese Apo- und Amphi-Apomikten entstanden sind, ob hauptsächlichst auf dem Wege der Kreuzung oder auf dem der Mutation oder auf beiden, Fragen die besonders durch ERNST (1918) und TÄCKHOLM (1922) brennend geworden sind, die aber, wenigstens in bezug auf die viviparen *Festuca ovina*-Typen, noch so unklar sind, dass eine Diskussion derselben gegenwärtig ziemlich unfruchtbar ausfallen würde.

Wie sich aus obiger Darstellung ergibt, bildet die alte *Festuca ovina β vivipara* L. eine bunte Mischung von Formen, die in bezug auf die Art der Fortpflanzung sowohl obligate Apomixis (repräsentiert durch apm. *tennforsiensis*) wie Amphi-Apomixis umfasst (der Rest der zur Gruppe *Viviparæ* gehörenden Typen), welch letztgenannte durch fakultativ apomiktische Typen (nämlich durch mehrere der zur Gruppe *Semiviviparæ* gehörigen) mit den amphimiktischen, obligat sexuellen Typen verbunden werden. Nicht zumindesten deshalb scheint es mir verfehlt, so wie es DU RIETZ tut, die von J. E. SMITH (1800) aufgestellte Forderung nach Artberechtigung von *F. o. β vivipara* wieder ins Leben zu rufen. DU RIETZ (1926, S. 48) schreibt über *F. o. β vivipara*: »muss meiner Ansicht nach unbedingt als gute Art betrachtet werden. Ihre Verbreitung ist eine ganz andere als die von *F. ovina*, indem sie eine ausgesprochen westliche Gebirgs- und Küstenart ist, die längs der norwegischen Westküste *F. ovina* in allen Niveaus so gut wie vollständig ersetzt». Ebensowenig wie ich es als berechtigt erachte die viviparen Formen von z. B. *Poa alpina* zu einer besonderen Art zu vereinen, gleich unberechtigt erscheint mir die Forderung DU RIETZ'S, die viviparen *F. ovina*-Formen zu einer neben der obligat sexuellen *F. ovina* stehenden Art zu vereinigen. Wir müssen, glaube ich, mit dem Art-

problem vorsichtiger umgehen, und es zum Gegenstand möglichst eingehender Studien machen.

Was die geographische Verbreitung betrifft, so ist, wie früher von FRIES (1925) hervorgehoben wurde, *F. o. β vivipara* in Übereinstimmung mit *Poa alpina* var. *vivipara*, maritim betont. Gerade hierin zeigt der vivipare *F. ovina*-Komplex seine Ökotypennatur. Will man aber auf Grund der verschiedenen Verbreitung die vivipare *F. ovina* als Art von der übrigen skandinavischen *F. ovina*-Population von obligat sexuellem *vulgaris*-Typus abtrennen, so erscheint mir dies ebenso unberechtigt als wollte man Panzerweizen z. B. von Sveaweizen mit der Motivierung als Art abtrennen, dass erstgenannte Sorte klimatisch an ein ganz anderes Gebiet gebunden ist als letztgenannte.

SUMMARY.

1. This paper deals with sexual, partial and wholly viviparous types of *Festuca ovina* subsp. *eu-ovina* var. *vulgaris* KOCH, collected in their natural habitats, mostly in Scandinavia (a few from the Færöes and from Scotland; cf. table on p. 163) and grown to the number of about 1000 individuals in comparative cultures at this institute, in order to test the nature of different characteristics (whether modificatory or genetical) and to ascertain how climatical and edaphical factors control the composition of the population in various habitats in nature.
2. The results of the cultivation of sexual types have shown that the form with small spikelets occurring in South Sweden (tables 2 and 3) is succeeded in Middle Sweden by a form with relatively larger spikelets (tables 4 and 5) and that this form is again succeeded by a form with still larger spikelets in the northernmost parts of the country below *regio alpina* (table 6). A special type, intermediate between the types of Middle and North Sweden as to the length of spikelet and the number of flowers in the spikelet, of lower statue and with great water requirements inhabits *regio alpina* in Sweden as well as in Norway (table 7). Mention is also made of a special type occurring on calcareous rock (»alvar») on Öland, the island lying off the south-eastern coast of Sweden in the Baltic Sea, representing an extreme, early flowering type which has probably become secondarily differentiated from the *ovina*-population in South Sweden through selection of individuals best

fitted to the extreme habitat conditions prevailing on the island. The average values obtained in measuring different characteristics in different series have been put together in table 1.

3. Together with the progressive and doubtlessly hereditary changes in morphological characteristics, which are observed in the population in its spread from south to north goes an increase in earliness. The earliness has been determined for each of the cultivated plants in the different series according to the method of grading described on p. 171 (the earliest plants were marked + 5, the latest — 5), and the averages of the different series have been put together in table 8. On account of the extremely dry summer of 1925 the type from *regio alpina* (Finse and Hjerkinn) was much damaged, which accounts for the low value in these series in the summer 1926, when the grading was made. The alvar series, of which no. 5 comes from the most extreme locality, nos. 8 and 9 from localities, where also alvar is present but not as typical as that of Öland, are seen to be much earlier than the rest of the series from South and Middle Sweden. This is to be expected considering the climatical and edaphical conditions prevailing in these localities. The series from the humid Norwegian west coast (and no. 13 from Tännforsen, where the plants are exposed to a continuous spray from a mighty water fall), viz. nos. 20, 21 and 22 are all late, which seems to be characteristic of all plant races from this region. As the differences in earliness between the different series are seen every year, with slight variations according to the state of the weather in particular summers, no doubt as to the hereditary nature of these differences is entertained.

The significance of the earliness is beautifully seen in the series from Dundret, a mountain top in Lappland, where the series from the top (no. 16) is much earlier than the series from the foot of the mountain (no. 15). The difference in vertical line between the habitats of the two series is only about 400 m. Notes taken in three consecutive seasons and based upon the series originally transplanted, as well as upon seed plants raised from the transplants corroborate the facts of this difference in earliness between the individuals of the two habitats, which is of particular interest since it shows that the elimination of individuals not genetically early enough is much stronger in the top population than in the foot population.

4. An analysis made of the sheaths of the radical leaves in different series (tables 9 and 10) shows that a var. *supina* (SCHUR.) HACK., under which variety *Festuca ovina β vivipara* L. has been put as a subvariety, cannot be broken out of the Scandinavian *F. ovina*-population, as the sheath characteristic varies greatly in individuals of lowland and alpine series as well as in different shoots on the same plant. The statement is further made that the *F. ovina*-population (exclusive of var. *capillata*, *duriuscula* and *glauca*) growing in Britain must also in all probability be considered as belonging to *vulgaris* KOCH.
5. The scanty information in literature as to the biology of viviparous *F. ovina* is reviewed, and the results of the present cultural experiments with viviparous transplants as well as with repeated clone generations from bulbils are enlarged upon. It is shown that viviparous material from different localities (Scandinavian mountains, the Færöes and Scotland) differ markedly in morphological characteristics, and that these characteristics keep constant in culture. All types classed as wholly viviparous, with the exception of the Tännforsen type, may late in the season under certain external conditions develop short and weak inflorescences bearing normal flowers and seeds, which however in the natural habitats in these vivipars are most likely of no importance for the maintenance and the spread of the plant. The types of this group are normally propagated by the bulbils, and differ in this respect from the numerous partial vivipars, which normally develop one to many flowers in the base of the spikelet and a bulbil above. There are all kinds of gradations found between the types included in the wholly viviparous group and the wholly sexual types, but also these intergrades keep constant in culture.

   The types of the wholly viviparous group, *Viviparæ*, have the bulbils far more differentiated than the types of the partial viviparous group, *Semiviviparæ*, since in the types of the first group adventitious roots are developed from the base of the bulbils while still on the mother plant, while no such roots are seen in the bulbils of the plants belonging to the second group.
6. In discussing the widely divergent results to which different workers have often come with regard to constancy or inconstancy of vivipary in grasses, especially in *Poa alpina* and in *P. bulbosa*, stress is laid upon the fact that vivipary includes phenomena of different kinds and may be

A. *modificatorily* induced as in *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata* and perhaps in most grasses, or
B. *hereditarily* in nature. The grasses of this group may be further divided according to the ecological significance of the vivipary in
   a. species, where the genotype factors involved in bringing about vivipary are of no significance ecologically. So apparently in *Zea mays*, and
   b. species, where the genotype factors involved in bringing about vivipary have led to the formation of successful habitat races. So in species belonging to the genera *Aira*, *Festuca* and *Poa*.

7. As a consequence of the vegetative propagation in the group *Viviparæ*, which in the Tännforsen type is most probably the only way of reproduction, in the other types of the group *practically* the only method, a multitude of sharply distinct units are found, analogous to the apomictical »species» in the genus *Alchemilla*, *Hieracium*, *Taraxacum* etc. and sometimes, like these, very limited in their distribution. The Tännforsen type represents an analogue to the »species» in the subgenus *Archieracium*, the genus *Taraxacum* etc., which with few exceptions represent obligate apomictical forms due to apogamy. The rest of the types included in the group *Viviparæ*, as well as many of the types in the group *Semiviviparæ*, are analogous to the great bulk of »species» in the subgenus *Pilosella*, where apomixis of the apospory type does not exclude facultative sexuality.
8. The arbitrary methods hitherto used by so many systematists in designating such apomictical types in the genera *Alchemilla*, *Antennaria*, *Hieracium*, *Rosa* and *Taraxacum* as species or as subspecies are criticized. These apomictical types represent nothing but biotypes fixed as to morphological details and multiplied through apomixis. Apart from the mode of reproduction there are no principal differences between the biotypes of apomictical plant groups and those of exclusively sexual. When naming the latter systematists usually designate them as varieties, but there is no apparent reason for giving some biotypes the rank of species, other biotypes the rank of varieties.

In order to satisfy legitimate claims on modern nomenclature, which, in the opinion of the writer, should reflect facts and experience gained in the different departments of biology as to the

composition and nature of the species, some new conceptions are introduced.

A form (= biotype) which is exclusively left to apomictical reproduction (through apogamy and vegetative propagation) is called a *forma apomicta* (abbreviated an *apomict*, before type name *apm.*). The Tännforsen type of the viviparous *F. ovina*, many »species» of the genera *Hieracium* subgen. *Archieracium*, *Antennaria*, *Taraxacum* etc., are thus to be designated as apomicts.

A form (= biotype) which is obligate sexual and thus can interbreed to the largest extent with other types is called a *forma amphimicta* (abbreviated an *amphimict*, before type name *amph.*).

A form (= biotype) which besides apomixis does not exclude *facultative* sexuality (as in the case of apospory, nucellar embryony and vivipary) is called a *forma amphi-apomicta* (abbreviated an *amphi-apomict*, before type name *aapm.*). The rest of the viviparous types in the group *Viviparæ* of *F. ovina* and many of the types in the group *Semiviviparæ*, as well as the bulk of the »species» in the subgenus *Pilosella* and in the genus *Rosa* are apparently amphi-apomicts.

If it should also be necessary to have a term for such forms, which besides sexual reproduction do not exclude *facultative* apomixis (as for instance in most of the types in the group *Semiviviparæ* of *F. ovina*) such a form could be called a *forma apo-amphimicta* (abbreviated an *apo-amphimict*, before type name *aamph.*).

9. A survey of the hitherto distinguished apo- and amphi-apomicts in *F. ovina* is made, and a scheme of classification is put together on p. 193, where these types are named and shortly diagnosed on the basis of various morphological characteristics, as the degree of metamorphism of the glumes, the shape and hairiness of the glumes, the shape of the spike etc. All of them, except aapm. *islandica*, have been studied and described in a cultivated state, but dried herbarium material brings also out the characteristics in question, provided that the bulbils are not too young. Some of the types, as apm. *tennforsiensis* and aapm. *ariæmontana*, are very local; the former has only been found at the water fall Tännforsen, the latter only on the top of Åreskutan, a mountain peak in the central Scandinavian mountain region. The number of such types with very limited distribution will probably increase considerably as the study of the viviparous types proceeds.

10. It is emphasized that a similar classification of the types massed together in the group *Semiviviparæ*, which have a wide distribution, often occurring together with types of the group *Viviparæ*, will meet great difficulties, as in these types sexual reproduction coexists normally with apomixis, thus allowing all possible combinations to become realized.
11. The question of the origin of these viviparous types, whether by crossing, by mutation processes or by a combination of both, is also touched upon, but a discussion at length of this question, as well as of other problems connected with vivipary in *F. ovina* and in other species, is postponed until more data have been accumulated.

ZITIERTE LITERATUR.

1. Collins, G. J. 1909. Apogamy in the maize plant. Contr. U. S. Nat. Herb., vol. 12. part 10.
2. du Rietz, G. E. 1923. Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Botaniska Notiser 1923.
3. -- 1926. Bidrag till Kebnekaiseområdets flora. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 20.
4. Eichler, A. W. 1881. Ueber einige Inflorescenz-Bulbillen. Jahrb. d. k. bot. Gartens u. Museums zu Berlin, Bd. 1.
5. Erikson, J. 1901. Bidrag till det öländska alfvarets floristik. Botaniska Notiser 1901.
6. Ernst, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena.
7. Exo, A. 1916. *Poa alpina* und die Erscheinung der Viviparie bei ihr. Bonn.
8. Frank, A. B. 1880. Die Krankheiten der Pflanzen. Ein Handbuch für Land- u. Forstwirthe, Gärtner, Gartenfreunde u. Botaniker. Breslau.
9. Fries, Th. C. E. 1925. Die Rolle des Gesteinsgrundes bei der Verbreitung der Gebirgspflanzen in Skandinavien. Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl., 6. Uppsala.
10. Goebel, K. 1880. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeit., Jahrg. 38.
11. Hackel, E 1882. Monographia Festucarum europæarum. Kassel u. Berlin.
12. Howarth, W. O. 1925. On the occurrence and distribution of *Festuca ovina* L., sensu ampliss., in Britain. Journ. Linn. Society, vol. 47.
13. Hunger, E. H. 1887. Ueber einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie. Bautzen.
14. Jenkin, T. J. 1922. Notes on vivipary in *Festuca ovina*. Bot. Exchange Club, Report, vol. 6.
15. Lindberg, H. 1909. Die nordischen *Alchemilla vulgaris*-Formen und ihre Verbreitung. Acta Soc. Sci. Fennicæ. Tom 37.

16. LINNÆUS, C. 1737. Flora Lapponica. Amstelædami.
17. — 1755. Flora Suecica. Ed. II. Stockholmiæ.
18. — 1759. Flora Alpina. Amœnitates Academicæ. Tom 4. Holmiæ.
19. NILSSON-EHLE, H. 1914. Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters acklimatisering? Lantbr.-Akad. Handl. och Tidskr. 1914.
20. — 1924. Versuche über die Möglichkeit, Frühreife mit hoher Ertragfähigkeit durch Kreuzungen zu kombinieren. Beitr. landw. Pflanzenbau insb. Getreidebau. Festschrift FRANZ SCHINDLER 1924.
21. NORMAN, J. M. 1893. Flora arcticæ Norvegiæ species et formæ nonnullæ novæ v. minus cognitæ plantarum vascularium. Forh. Vid.-Selsk. Christiania.
22. OSTENFELD, C. H. 1906. Plantevæxten paa Færöerne. Med særlig Hensyntagen til Blomsterplanterne. Köbenhavn og Kristiania.
23. SAMUELSSON, G. 1922. Zur Kenntnis der Schweizer Flora. Vierteljahrschrift Nat.-forsch. Ges. Zürich, Bd. 67.
24. SCHRÖTER, C. 1908. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich.
25. SCHUSTER, J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. Flora, Bd. 100.
26. SMITH, J. E. 1800. Flora Britannica. vol. 1. London.
27. STERNER, R. 1925. Einige Notizen über die Vegetation der Insel Öland. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 19.
28. TEDIN, H. och WITT, H. 1899. Botanisk-kemisk undersökning af 42 nästan uteslutande nya ärtformer, uppdragna vid Sveriges Utsädesförening på Svalöf. Sveriges Utsädesförenings Tidskr. 1899.
29. — 1900. Botanisk-kemisk undersökning af 77, på 2 undantag när, nya vickerformer, uppdragna vid Sveriges Utsädesförening på Svalöf. Sveriges Utsädesförenings Tidskr. 1900.
30. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas, Bd. 6.
31. TINCKER, M. A. H. 1925. The effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. Ann. Bot., vol. 39.
32. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, Bd. 3.
33. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas, Bd. 6.
34. TÄCKHOLM, G. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani. Bd. 7. No. 3.
35. WAHLENBERG, G. 1824. Flora Suecica. Pars 1. Upsaliæ.
36. WITTE, H. 1905—1906. De svenska alfvarväxterna. Arkiv f. Bot., Bd. 5. No. 8.
37. — 1906. Till de svenska alfvarväxternas ekologi. Upsala.

DIE EINWIRKUNG VERSCHIEDENER KLIMAVERHÄLTNISSE AUF REINE LINIEN VON HAFER UND GERSTE

VON *W. CHRISTIE* UND *H. H. GRAN*
HJELLUM UND OSLO, NORWEGEN

EINLEITUNG.

IM Jahre 1903 legte JOHANNSEN seine bekannten Untersuchungen der Vererbungsverhältnisse innerhalb der reinen Linien vor. Seine sehr bedeutungsvollen Resultate brachten natürlich alle damit in Verbindung stehenden Fragen in den darauf folgenden Jahren zu lebhaftester Diskussion.

Die alte Auffassung von der Akklimatisation der Sorten, ihrer Anpassung an die gegebenen Wachstumbedingungen eines Ortes wurde durch JOHANNSEN's Arbeit, was die selbstbefruchtenden Pflanzenarten betrifft, durch eine neue ersetzt und zwar die, dass die Akklimatisation darin besteht, dass eine Aussortierung der reinen Linien innerhalb der Population, die die betreffende Sorte bildet, vor sich geht, während die einzelne Linie konstant ist und von den Wachstumbedingungen völlig unbeeinflusst bleibt. So revolutionierend, wie diese Auffassung war, lag es nahe, sie durch Kontrollanbau von Linien während einer Reihe von Jahren unter verschiedenartigen Wachstumbedingungen nachzuprüfen.

In Verbindung mit der Pflanzenzüchtungsarbeit, die im Jahre 1905 an der Versuchsstation des Amtes Hedmark ihren Anfang nahm, wurden in den Jahren 1907—15 Untersuchungen darüber vorgenommen, aus welchen morphologisch oder physiologisch verschiedenen Typen eine Reihe norwegischer, gemischter Lokalsorten von Hafer, Gerste und Erbsen zusammengesetzt ist. (CHRISTIE 1909, 1913, 1914 und 1915). Diese Untersuchungen waren in der Hauptsache abgeschlossen, als die Versuche, die im folgenden besprochen werden, inganggesetzt wurden. Wir hatten also gerade zu diesem Zeitpunkt eine ganz eingehende Kenntnis der bedeutenden Anzahl untereinander sehr verschiedener Linien erlangt, aus denen diese Lokalsorten zusammenge-

setzt waren. Eine Reihe dieser Linien waren eben angebaut und man hatte somit ein reichhaltiges Material zur Auswahl.

Besonders bemerkenswert war der Unterschied zwischen den Hafersorten aus dem westlichen Teile Norwegens — Westland — einerseits und dem östlichen Landesteil — Ostland — und dem Drontheimer Gebiet anderseits, auch wenn sie an ein und demselben Orte angebaut wurden (CHRISTIE 1909). Beim Anbau in Hedmark zeigten die ersten eine Pflanzenhöhe von 120—135 cm, eine einzelne kam bis auf 145 cm und nur eine war so niedrig wie 115 cm. Die Ostlandsorten waren 105—120 cm hoch, nur eine Sorte mass 125 und eine 130 cm. Im Mittel massen die Westlandsorten 130 cm und die Ostlandsorten 115 cm, diese waren also wesentlich niedriger. Der Strohdiameter und die Blattbreite waren bei den Westlandsorten gleichzeitig sehr auffallend stärker entwickelt als bei den Ostlandsorten. Mit der Zahl der Halme pr Pflanze war das Verhältnis umgekehrt, indem diese bei den Westlandsorten $1,_{16}$—$2,_{47}$, im Mittel $1,_{72}$ betrug, gegen $1,_{95}$—$2,_{80}$, im Mittel $2,_{53}$ bei den Ostlandsorten. Ein ähnlicher Unterschied machte sich bei den Gerstensorten des Ostlandes einerseits und Rogaland, Möre — norwegische Provinsen — sowie den Küstenkreisen des Drontheimer Gebietes anderseits geltend (CHRISTIE 1914, 1915). Es lag nahe daran zu denken, dass diese kräftigere vegetative Entwicklung bei den Sorten der Küstengebieten in einer gewissen Verbindung mit deren klimatischen Verhältnissen stand, die durch eine sehr grosse Niederschlagsmenge besonders charakterisiert sind.

PLAN.

Diese Verthältnisse gaben Anlass folgendes zu untersuchen: 1) wie eine Anzahl reiner Linien auf die Wachstumbedingungen reagiert, wenn sie während einer Reihe von Jahren unter so verschiedenartigen Bedingungen, wie sie in unserem Land zugänglich sind, angebaut werden; 2) ob dann bei Anbau dieser Linien an ein und derselben Stelle nachgewiesen werden kann, dass sie Veränderungen erlitten haben, die mit ihrem früheren Anbau unter anderen Wachstumbedingungen in Verbindung gebracht werden können. Eigentümlicherweise haben BAUR und NILSSON-EHLE gleichzeitig eine ähnliche Untersuchung ingang-gesetzt, ohne dass einer von uns im voraus Kenntnis von den Plänen des anderen hatte. Sie bauten ihre Linien in verschiedenen europäischen Ländern und mussten ihre Versuche nach einigen Jahren infolge des Krieges aufgeben.

Bei der Zurechtlegung der Versuche musste man darüber schlüssig

werden, in welchem Umfange man sie durchführen sollte. Sie mussten sich über eine längere Reihe von Jahren erstrecken und Markeursaat mit bestimmten Abstand zwischen den einzelnen Körnern war erforderlich, um einen brauchbaren Ausdruck für die Charaktere zu erhalten, welche die vegetative Entwicklung — Strohlänge, Strohdiameter und Zahl der Halme pr Pflanze — angeben. Gerade bei diesen Merkmalen hatte sich ja ein auffallender Unterschied zwischen den Hafersorten des West- und Ostlandes gezeigt. Es war anzunehmen, dass, je geringeren Umfang die Versuche bekamen, desto bestimmter man damit rechnen konnte, dass die Arbeit sorgfältig ausgeführt und an derselben Stelle die notwendige Anzahl Jahre fortgesetzt werden könnte. Man hatte die gewöhnliche Wahl zwischen kleineren, aber sorgfältiger ausgeführten Versuchen und grösseren, jedoch weniger sorgfältig ausgeführten, die sich ausserdem vielleicht über eine geringere Zeit erstreckt hätten, weil die Möglichkeit nahe lag, dass einige der Mitarbeiter früher oder später der übernommenen Arbeit müde werden könnten. Von diesen zwei Alternativen fanden wir die erste in den vorliegenden Falle unbedingt für die beste und beschlossen, dass nur 20—50 Körner jeder Linie jährlich an jedem Ort ausgesät werden sollten. Dieser Umfang mag ziemlich gering erscheinen, aber die Versuche haben gezeigt, dass, wenn nur Saatgut von eingebundenen Fruchtständen einer und derselben Pflanze (siehe unten) benutzt werden sollte, es oft nicht möglich war, höher als bis zu 50 Pflanzen zu gelangen. Selbst wenn die gefundenen Zahlen in gewisser Richtung sicherer sein würden, sofern sie auf einer breiteren Grundlage ständen, wären sie in anderer Hinsicht wahrscheinlich weniger sicher gewesen. Alles in Betracht gezogen, meinen wir darum, dass die Entschlüsse, die über den Umfang der Versuche getroffen wurden, richtig gewesen sind.

Der erste Teil des für die Untersuchungen ausgearbeiteten Planes ging also darauf aus, eine Reihe von Jahren eine Anzahl Linien von Hafer und Gerste unter so verschiedenartigen Wachstumbedingungen anzubauen, wie sie unser Land zu schaffen die Möglichkeit hat.

Im Frühling 1913 wurde Saatgut von 7 Linien des Hafers und im Frühjahr 1914 solches von 2 Linien der Gerste ausgeschickt, ca. 20 Körner pr Linie. Das ganze Saatgut jeder Linie war den eingebundenen Fruchtständen ein und derselben Pflanze der Ernte des Jahres 1912 beziehungsweise 1913 entnommen worden. Die Linien waren, wie unten angegeben, verschiedenen Ursprunges, waren aber seit 4—10 Jahren an der Versuchsstation des norwegischen Staates in Hedmark, von wo auch das ausgeschickte Saatgut stammte, angebaut worden.

Für die Durchführung der Versuche an den verschiedenen Stationen wurden Arbeitsregeln herausgegeben, die ausser allgemeinen Bestimmungen u. a. auf folgendes ausgingen:

»Die Aussaat wird in wohlbestellter Erde vorgenommen, die nicht stärker, als es für die betreffende Getreideart üblich ist, gedüngt wird und zur gewöhnlichen Zeit des Ortes. Es ist Markeursaat zu benutzen, zwei Reihen pr Linie mit 7 cm Abstand und doppelten Abstand gegen die Nachbarlinie sowie 7 cm Abstand zwischen den Pflanzen in der Saatreihe.

Wenn sich die ersten Blütenstände zeigen, werden, um eventuelle Fremdbefruchtung zu verhindern, 3 Pflanzen pr Linie durch Einbinden ihrer Blütestände in Tüten isoliert.

Für jede Linie werden das Datum der Aussaat, das Keimen, das Schossen (wenn die meisten Blütenstände ganz aus der Scheide sind), die Reife (wenn die kräftigsten Halme reif sind) sowie alle anderen Beobachtungen notiert, die für die richtige Beurteilung des Versuches von Interesse sind, z. B. Angriffe von schädlichen Insekten und Pilzkrankheiten.

Bei erreichter Reife werden die Linien durch Ausreissen der Pflanzen mit der Wurzel geerntet. Die eingebundenen Blütenstände werden deutlich gekennzeichnet und das gesamte Material nach 2—3 wöchentel. Trocknen an die staatliche Versuchsstation in Hedmark geschickt, von wo das Saatgut nächstes Frühjahr zurückgesendet wird.»

Es wurden also jährlich drei Pflanzen pr Linie und Station isoliert; dies geschah als eine Sicherung. Zur Aussaat ist nur Samen von der besten dieser Pflanzen benutzt worden.

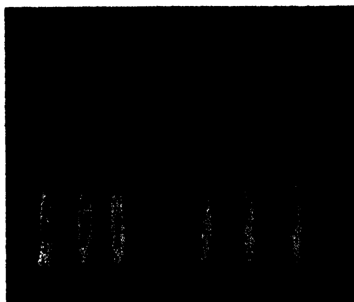
Von dem jährlich abgelieferten Material wurden die unten besprochenen Merkmale bestimmt und gleichzeitig untersucht, ob Kornform, Kornfarbe, Grannen, Basisbehaarung u. s. w. das typische Aussehen der Linie hat.

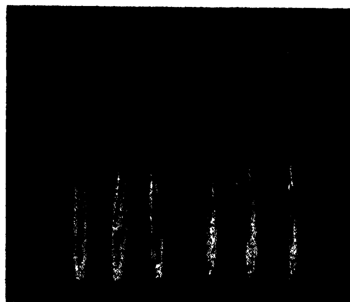
VERWENDETES MATERIAL.

Für die Untersuchungen wurde eine Anzahl Linien mit so guten und charakteristischen Kennzeichen ausgesucht, wie es nur möglich war, um dadurch zu verhindern, dass irgend eine einzelne Pflanze mit Pflanzen anderer Linien verwechselt werden könnte. Von der Ernte 1912 wurden die verwendeten Linien folgendermassen beschrieben (vgl. Fig. 1):

Hafer Nr. 1. Korn weiss, klein, blank, zusagend, kurz und voll. Spitzkörnig, aber gleichzeitig an kurzkörnig erinnernd. Die Basis des Aussenkornes mit zahlreichen mittellangen

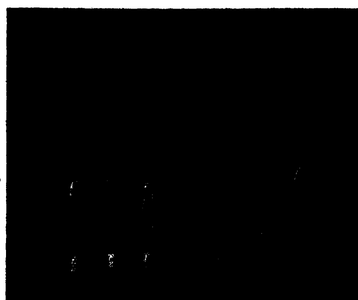
Nr. 1

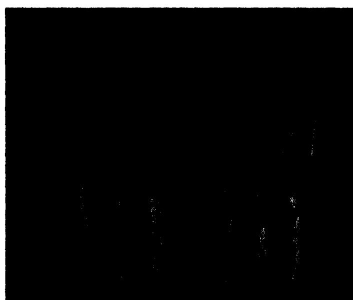




Nr. 5

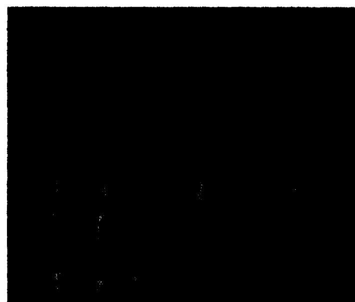
Nr. 2

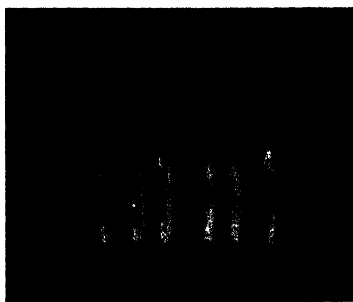




Nr. 6

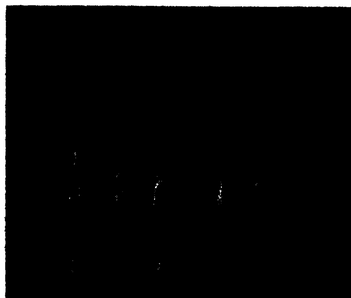
Nr. 3

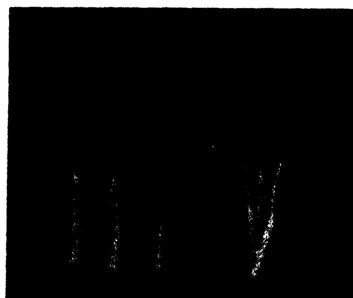




Nr. 7

Nr. 4





Fatuide aus Nr. 7

Fig. 1. Benutztes Hafermaterial und ausgespaltene Fatuide.

Haaren. So gut wie immer mit Grannen, die jedoch nur mittelkräftig entwickelt sind, unten schwarz, nur unbedeutend winkelförmig.

Hafer Nr. 2. Korn kräftig grau, lang, schmal, aber voll. Gute Type des norwegischen Grauhafers. Basis wahrscheinlich unbehaart, Grannen kräftig, unten schwarz mit geringer Geneigtheit zur Winkelform.

» » 3. Korn braunschwarz, von ziemlich zusagender Form. Basis kurz und dicht behaart, längs den Seiten des oberen Deckspelzes spärliche Behaarung. Grannen kräftig, unten schwarz und winkelförmig.

» » 4. Korn schwarz, etwas lang, aber relativ voll, mit der typischen Prägung des norwegischen Nordlandshafers. Basis mit wenigen, sehr langen Haaren, längs der Seiten des oberen Deckspelzes ganz vereinzelte Haare. Grannen wie bei Nr. 3.

» » 5. Korn weiss, derselben Prägung, aber etwas grösser und gröber als bei Nr. 4, Basisbehaarung und Grannen wie bei dieser.

» » 6. Korn weiss, typisch norwegischer Weisshafer. Basis mit wenigen, kurzen Haaren, Grannen wie bei Nr. 3—5.

» » 7. Korn gelb, Kornform dem Propsteier Hafer entsprechend. Basis mit wenigen, kurzen Haaren, nur wenige der Aussenkörner haben eine schwache Granne.

Gerste Nr. 08. δ Form }
» » 077. β Form } beide von vierseitiger sechszeiliger Gerste (*H. polyst. tetrastichum*).

Die Haferlinien Nr. 1—3 stammen von 1. Snaasenhafer, Nr. 4 von 13. Nordlandhafer, Nr. 5 von 14. Nordlandhafer, Nr. 6 von 13. Skarderud und Nr. 7 von 9. Vindju (CHRISTIE 1909). Von den Gerstenlinien sind Nr. 08 von 21. Alu und Nr. 077 von 20. Björneby (CHRISTIE 1914) ausgelesen. Die vier letztgenannten Linien sind später als neue Sorten in den Handel gebracht worden, der Hafer Nr. 6 unter dem Namen von Möistad Thorshafer, Nr. 7 als Möistad Odinshafer, Gerste Nr. 08 als Möistad Mjösgerste und Nr. 077 als Möistad Maskinengerste.

STATIONEN.

Die Linien sind in dem Jahrzehnt 1913—22 an folgenden sechs Lokalitäten, deren Lage aus beigefügter Karte (Fig. 2) ersichtlich ist, angebaut worden.

Hedmark, an der staatlichen Versuchsstation Möistad, liegt unter 60° 48′ n. Breite und in einer Höhe von ca. 160 m ü. d. Meere. Als der Verfasser in den Jahren 1920—21 in Aas wohnte, wurde der Anbau während dieser beiden Jahre dorthin verlegt. Die Veränderung des Anbauortes spielt kaum eine Rolle, weil die klimatischen Unterschiede zwischen Hedmark und Aas relativ gering sind. Die in Aas gefundenen Zahlen sind deshalb für Hedmark angeführt und mit den dortselbst erhaltenen zusammengerechnet.

Strinna, unter 63° 24′ n. Breite und ca. 140 m ü. d. M., an der staatlichen Versuchsstation Vold.

Brönnöy, unter 65° 28′ n. Breite und ca. 10 m ü. d. M., beim Bezirkskonsulent BREIREM.

Mosjöen, unter 65° 50′ n. Breite und ca. 10 m ü. d. M., beim Agronom SIGV. HAGEN.

Tynset, unter 62° 16′ n. Breite und ca. 500 m ü. d. M., beim Bezirkstierarzt HÖYEM.

Jæren, unter 58° 51′ n. Breite und ca. 2 m ü. d. M., an der staatlichen Versuchsstation zu Forus.

TABELLE 1. *Die Klimaverhältnisse der Stationen.*

	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	December	das Jahr
Mitteltemperatur in ° C.....													
Hedmark	÷ 7,9	÷ 8,2	÷ 4,1	2,4	8,5	13,5	15,2	13,9	9,5	3,7	÷ 2,1	÷ 7,1	2,9
Strinna	÷ 2,6	÷ 2,9	÷ 1,1	3,3	7,7	11,9	14,0	13,5	10,0	5,1	0,4	÷ 2,5	4,7
Brönnöy	÷ 0,3	÷ 1,4	÷ 0,1	3,1	6,8	10,6	12,8	12,9	10,2	5,6	1,9	÷ 0,2	5,2
Mosjöen	÷ 8,1	÷ 8,8	÷ 5,8	÷ 0,5	4,7	10,3	12,8	11,8	7,6	1,1	÷ 4,4	÷ 7,9	1,1
Tynset............	÷ 12,1	÷ 11,0	÷ 6,7	÷ 0,1	5,7	11,2	12,6	11,5	7,2	0,4	÷ 6,9	÷ 11,8	0,0
Jæren	0,7	0,4	1,6	4,5	8,1	11,3	13,4	14,0	12,1	8,2	4,3	1,8	6,7
Mittlere Niederschlagsmenge in mm.													
Hedmark	25	20	31	28	44	49	70	84	42	52	31	40	516
Strinna	90	69	57	46	37	39	57	74	78	88	76	64	775
Brönnöy	93	68	62	55	62	59	75	84	124	114	117	86	999
Mosjöen	108	78	54	38	33	43	62	81	99	79	104	83	862
Tynset............	19	13	14	13	24	35	55	56	32	26	19	21	327
Jæren	104	75	69	62	53	49	75	115	105	124	118	114	1063

Es ist uns eine liebe Pflicht, für die Hilfe, die uns diese Privatleute und Institutionen geleistet haben, indem sie die Versuche während einer so langen Reihe von Jahren durchgeführt haben, unseren besten Dank zu sagen. Ebenso danken wir dem Nansenfond für einen uns zugekommenen Geldbeitrag.

Die klimatischen Verhältnisse der sechs Stationen gehen aus der beigefügten Tabelle 1 hervor, in der die Mitteltemperatur und die normale Niederschlagsmenge für die einzelnen Monate nach Observationen der nächstliegenden meteorologischen Station angeführt sind. Alle Stationen sind solchen so nahe gelegen, dass der Abstand bedeutungslos ist, ausgenommen Mosjöen. In diesem Falle mussten die Observationen von Hatfjelddal benutzt werden. Dieses liegt beträchtlich weiter im Lande drinnen und die angeführten Zahlen sprechen darum wahrscheinlich für ein ausgeprägteres Inlandklima als in Mosjöen herrscht. Wären Observationen von Mosjöen zur Verfügung gestanden, so würden die entsprechenden Zahlen wahrscheinlich zwischen den hier notierten und jenen von Brönnöy zu stehen kommen.

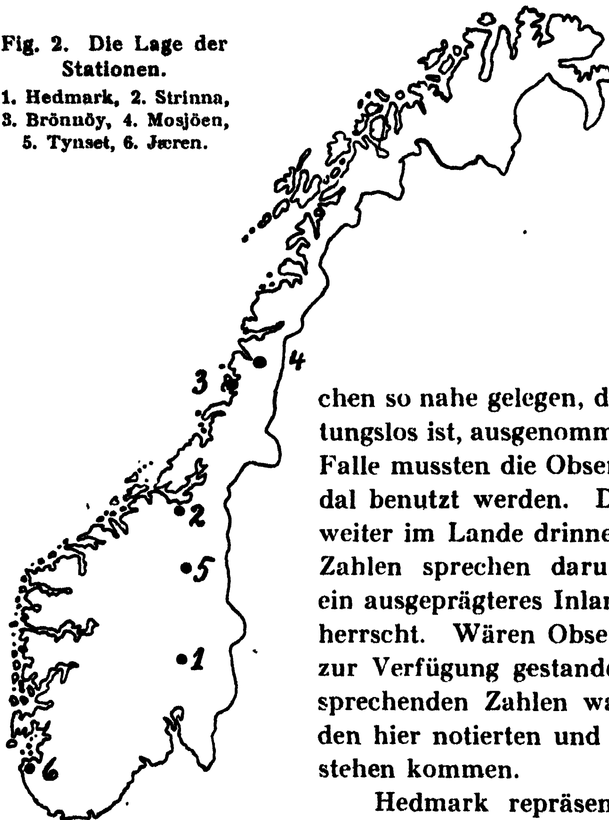


Fig. 2. Die Lage der Stationen.
1. Hedmark, 2. Strinna, 3. Brönnöy, 4. Mosjöen, 5. Tynset, 6. Jæren.

Hedmark repräsentiert das Inlandklima des norwegischen Ostlandes mit geringem Niederschlag, niedriger Winter- und hoher Sommertemperatur. Es hat Mai—Juli die höchste Mitteltemperatur aller Stationen. Im August kommt Jæren höher, von September an sowohl Jæren und Strinna als auch das viel weiter nördlich liegende Brönnöy. Diese drei repräsentieren das niederschlagsreiche Küstenklima, Jæren im südlichsten Teile Norwegens, Strinna im Drontheimer Gebiet und Brönnöy im norwegischen Nordland. Mosjöen, dessen Breitegrad sich nicht sehr von dem Brönnöys unterscheidet, liegt weiter drinnen im Lande

und hat etwas mehr Inlandklima, selbst wenn der Unterschied, wie früher erwähnt, wahrscheinlich nicht völlig so gross ist, wie ihn die Zahlen erscheinen lassen. Die Sommertemperatur ist für diese beiden Lokalitäten ungefähr die gleiche, dagegen hat Mosjöen einen wesentlich geringeren Niederschlag im Sommer und die Wintertemperatur ist viel niedriger. Schliesslich repräsentiert Tynset das Inlandklima der Gebirgslandschaften Zentralnorwegens. Die Temperatur entspricht im Mai—August ungefähr der für Mosjöen angeführten. Wenn man den grossen Unterschied der Breitegrade, unter denen diese Orte liegen, in Betracht zieht, wird es verständlich, in wie hohem Grade die bedeutende Höhe Tynsets über dem Meere sich hier geltend macht. Für Tynset ist ausserdem der sehr karge Niederschlag kennzeichnend, der nicht ein Drittel dessen von Jæren und Brönnöy erreicht. Übrigens ist der Unterschied in der Niederschlagsmenge an den verschiedenen Versuchsstationen im Winter ausgeprägter als im Sommer.

Hafer und Gerste reifen an allen diesen Stellen normal mit Ausnahme von Tynset, wo der Getreidebau auf ziemlich kleine Gerstenareale eingeschränkt ist, während Hafer nur als Grünfutter angebaut wird.

ANZAHL DER GENERATIONEN AN DEN VERSCHIEDENEN STATIONEN.

Nicht jedes Jahr haben wir brauchbares Saatgut von allen Linien an allen Stationen erhalten. Fig. 3 gibt eine Übersicht darüber. Die kleinen Kreise repräsentieren die einzelnen Anbaujahre und die Verbindungsstriche geben an, von welcher Ernte der früheren Jahre das Saatgut jedes Jahres genommen wurde.

Wie ersichtlich, haben *Hedmark* und *Jæren* die sicherste Reife aufzuweisen. An diesen Orten hat nur ein einziges Jahr nicht brauchbares Saatgut von einigen Linien geliefert. Für Hedmark spielt dies übrigens eine kleine Rolle, weil, wie früher erwähnt, die verwendeten Linien daselbst seit 4—10 Jahren angebaut gewesen waren. Die Versuche repräsentieren somit für Hedmark und Jæren einen Anbau von 10 Generationen an der gleichen Stelle (Hafer Nr. 3 in Jæren 9 Jahre).

An allen anderen Stationen gab das sehr missliche Jahr 1915 ganz unreife Ernten, so dass man an diesen Orten als Saatgut für 1916 das der Ernte 1914 nehmen musste, in Tynset für Hafer Nr. 3 und 6 solches von 1913, da von der Ernte 1914 nicht genügend übrig war. In Strinna

mussten die Versuche im Jahre 1916 eingestellt werden, weshalb sie hier nur 2 Generationen umfassen.

In *Brönnöy* gaben 1913 und 1915 unreife Ernte. Das Saatgut musste daher 1914 wie 1913 von dem in Hedmark geernteten genommen werden. Eine Hafer- und beide Gerstenlinien gaben ausserdem

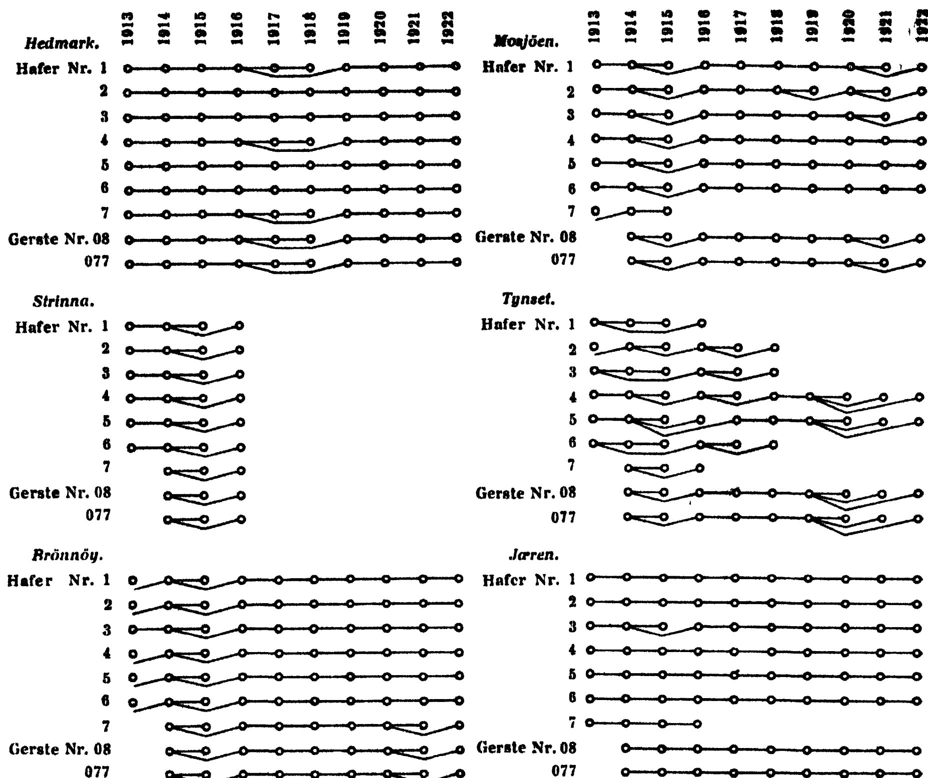


Fig. 3. *Anzahl Generationen an den verschiedenen Stationen.* Die Verbindungsstriche geben an, von welcher Jahresernte das verwendete Saatgut genommen ist.

1921 unreife Ernte. Es wurden also 8 Generationen von Hafer Nr. 1—6 und 7 der Gerste sowie Hafer Nr. 7 angebaut.

In *Mosjöen* ist das Resultat für die Gerste ganz das gleiche, während es für Hafer etwas besser, wenn auch etwas unregelmässiger ist. Hafer Nr. 2 hat 7 Generationen, Nr. 1 und 3 8 und Nr. 4—6 9 solche gegeben.

In *Tynset* ist der Anbau selbstverständlich sehr schwierig gewesen. Eine reife Ernte gehört hier fast zur Ausnahme. Nur die sehr frühen Haferlinien Nr. 4 und 5 sowie die Gerstenlinien sind so regelmässig

reif geworden, dass man mit ihnen rechnen konnte. Alle haben 6 Generationen, während die übrigen Linien sich so deutlich als zu spät zeigten, dass nichts anderes zu tun war, als sie zu einem relativ frühen Zeitpunkt aus den Versuchen auszuschalten.

Vom Hafer Nr. 7 konnte 1913 nicht genug Saatgut für alle Stationen geschafft werden. An drei Stellen konnte er darum erst im Jahre 1914 angebaut werden. Aus verschiedenen Gründen musste er ausserdem bei den Versuchen in Jæren und Mosjöen verhältnismässig früh herausgezogen werden. Deshalb ist das Zahlenmaterial dieser Linie ungleichmässiger als bei den anderen Linien.

In einigen Fällen musste das Saatgut von während der Blüte nichtisolierten Fruchtständen genommen werden, weil die isolierten nicht die erwünschte Zahl Körner ergaben. Irgendwelche Zeichen, dass in solchen Fällen Fremdbefruchtung vorgekommen ist, konnten nicht festgestellt werden und es besteht deshalb wenig Grund detailiert anzugeben, in welchen Fällen Saatgut von nichtisolierten Pflanzen benutzt wurde. Die Selbstbefruchtung ist, jedenfalls bei den gewöhnlich angebauten Typen von Hafer und Gerste, in so hohem Grade die Regel, dass die Gefahr einer Fremdbefruchtung auch ohne Isolation sehr gering ist.

RESULTATE DES ANBAUES AN DEN VERSCHIEDENEN STATIONEN.

Das Resultat des Anbaues an den verschiedenen Stationen geht aus den Tabellen 2 und 3 hervor und ist für ein paar der untersuchten Merkmale in den Fig. 4 und 5 graphisch dargestellt. Die Mitteilung des Zahlenmaterials für die einzelnen Jahre würde so unverhältnismässig viel Platz einnehmen, dass wir es für nötig hielten, uns auf die Wiedergabe der Mittelzahlen für die zwei fünfjährigen Perioden 1913—17 und 1918—22 zu beschränken. Als Ausdruck, wie die Linien in den untersuchten Charakteren gegenseitig von einander abweichen, ist ihr Mittel für alle Stationen berechnet und als Ausdruck der Wachstumbedingungen der Stationen das Mittel aller Linien jeder Station. In diesen Mittelzahlen sind die in den Tabellen in Klammern angeführten Zahlen nicht miteingerechnet, nämlich die Angabe der Anzahl Halme pr Pflanze für Jæren 1918—22, der Reife für Tynset 1913—17 sowie alle Angaben für diese Station 1918—22, weil das Material in diesen Fällen nur eine geringere Zahl von Linien umfasst.

Die Periode 1913—17 ist die vollständigste und zuverlässigste. Das Material erreichte in derselben im grossen ganzen an allen Stationen

eine normale und zufriedenstellende Entwicklung. Die Periode 1918—22 ist bedeutend schwieriger gewesen. Die Fritfliege (*Oscinis Frit* L.) ist in einigen dieser Jahre an mehreren Stellen unseres Landes bösartig aufgetreten und hat auf den Feldern Schaden angerichtet. Dies gilt namentlich Jæren, für welche Station deshalb mehrere Angaben für diese Periode entfallen mussten. Auch ist zu befürchten, dass die Schäden einige der Angaben, die mitgeteilt wurden, beeinflusst haben. Selbst wenn versucht wurde, unnormale Pflanzen auszuscheiden, ist es doch nicht zu umgehen, dass eine solche Beschädigung zu weniger genauen Zahlen führt.

TABELLE 2. *Die Resultate des Anbaues an den verschiedenen Stationen 1913—17.*

	Hafer							Gerste		Mittel
	1	2	3	4	5	6	7	08	077	
Keimung, Anzahl Tage										
Hedmark	11,4	11,2	10,2	10,4	10,8	10,0	10,2	9,0	8,8	10,2
Strinna	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,0	15,0	15,4
Brönnöy	14,0	15,6	13,2	13,0	13,4	14,6	14,6	14,0	13,3	14,0
Mosjöen	13,0	12,6	11,6	12,2	11,6	12,4	13,9	10,3	11,0	12,1
Tynset	15,9	14,6	17,0	13,8	14,0	16,4	14,4	12,8	13,5	14,7
Jæren	12,0	12,0	11,8	11,8	11,8	11,8	11,8	11,5	11,5	11,8
Mittel	13,6	13,6	13,2	12,7	12,9	13,5	13,4	12,1	12,2	13,0
Schossen, Anzahl Tage										
Hedmark	70,5	61,2	58,6	57,6	57,4	61,2	60,4	59,6	56,9	60,4
Strinna	70,8	66,5	65,5	66,3	67,0	67,0	68,3	65,3	64,0	66,7
Brönnöy	75,0	71,0	68,2	65,8	68,0	69,8	71,8	64,5	60,5	68,3
Mosjöen	68,4	66,2	63,4	60,0	61,0	65,0	68,0	56,8	58,3	63,0
Tynset	73,5	70,0	71,4	63,8	65,4	71,4	70,4	65,5	63,5	68,3
Jæren	82,0	76,8	76,4	72,8	73,0	77,0	77,3	64,8	61,8	73,5
Mittel	73,4	68,6	67,3	64,4	65,3	68,6	69,4	62,8	60,8	66,7
Reife, Anzahl Tage										
Hedmark	113,0	104,3	100,5	98,5	97,5	104,3	104,5	99,0	97,3	102,1
Strinna	124,0	125,5	113,5	111,5	112,5	125,0	126,0	105,0	103,0	116,2
Brönnöy	118,5	115,3	112,0	104,3	108,0	115,8	121,3	101,0	101,0	110,7
Mosjöen	117,3	115,8	111,3	109,3	107,8	110,0	117,0	96,7	96,7	109,1
(Tynset	—	—	—	113,7	113,7	118,0	—	110.5	110,0)	—
Jæren	129,4	124,2	118,4	116,4	118,2	124,6	128,7	110,0	109,5	119,9
Mittel	120,4	117,0	111,1	108,0	108,8	115,8	119,5	102,3	101,5	111,6

	Hafer							Gerste		Mittel
	1	2	3	4	5	6	7	08	077	
Strohlänge, cm.										
Hedmark	123,8	112,5	102,5	107,5	111,3	116,3	108,8	106,7	95,0	109,4
Strinna	116,3	122,5	117,5	118,8	121,3	120,0	113,3	93,3	93,0	112,9
Brönnöy	105,0	109,0	106,0	107,0	114,0	111,0	107,3	93,8	92,5	105,1
Mosjöen	126,3	126,0	130,0	120,0	124,0	123,0	121,4	112,7	101,0	120,5
Tynset	106,0	111,0	104,0	112,0	117,0	113,0	108,0	108,3	95,0	108,3
Jæren	134,0	132,0	128,3	123,0	122,0	131,0	132,7	107,5	103,8	123,8
Mittel	118,6	118,8	114,9	114,6	118,3	119,1	115,3	103,7	96,7	113,3
Strohdiameter, mm.										
Hedmark	4,24	4,20	4,28	4,20	4,26	4,12	3,82	4,05	3,68	4,09
Strinna	4,03	4,33	4,58	3,83	4,38	4,38	4,18	3,60	3,65	4,11
Brönnöy	4,26	4,32	4,32	4,00	4,56	4,56	4,16	3,83	3,73	4,19
Mosjöen	4,16	4,46	4,40	4,08	4,64	4,60	4,34	3,90	4,00	4,29
Tynset	4,34	4,26	4,19	4,14	4,66	4,60	4,10	4,21	4,05	4,28
Jæren	5,04	5,30	5,25	4,48	5,28	5,00	4,64	4,30	4,40	4,85
Mittel	4,35	4,48	4,50	4,12	4,63	4,58	4,21	3,98	3,92	4,30
Anzahl Halme pr Pflanze										
Hedmark	—	5,10	3,39	3,71	2,94	3,50	3,47	3,37	2,40	3,49
Strinna	4,16	2,75	3,48	3,22	2,12	2,99	3,72	3,26	3,12	2,98
Brönnöy	5,67	2,90	3,08	2,89	2,70	2,91	3,50	4,09	4,50	3,58
Mosjöen	5,77	3,30	3,37	2,75	2,78	2,86	3,52	3,84	4,48	3,63
Tynset	4,44	4,24	3,46	4,12	2,61	4,71	2,25	4,46	4,25	3,84
Jæren	4,06	2,86	1,85	2,47	2,34	3,69	3,69	3,40	3,91	3,01
Mittel	4,82	3,53	3,11	3,19	2,58	3,16	3,36	3,74	3,78	3,45

Die *Keimung*, durch die Anzahl Tage angegeben, die von der Aussaat bis zu dem Zeitpunkte verflossen sind, wo die Keime über der Erdoberfläche erschienen, ist für beide Perioden im Inlandklima Hedmarks am schnellsten vorsichgegangen. Danach kommt merkwürdigerweise Jæren, trotzdem diese Station in beiden Perioden die grösste Anzahl Tage für das Schossen und die Reife aufweist. Die weiter gegen Norden und höher gelegenen Stationen zeigen langsamere Keimung. Am langsamsten verlief sie in der Gebirgslandschaft Tynset und dem gleichfalls sehr hochgelegenen Strinna (Tabelle 2).

Die frühen Haferlinien Nr. 3, 4 und 5 haben deutlich eine raschere Keimung als die übrigen gezeigt, ihre Frühzeitigkeit macht sich schon zu diesem Zeitpunkte geltend. Beide Gerstenlinien haben sogar etwas schneller als die frühesten Haferlinien gekeimt.

TABELLE 3. *Die Resultate des Anbaues an den verschiedenen Stationen 1918—22.*

	Hafer							Gerste		Mittel
	1	2	3	4	5	6	7	08	077	
Keimung, Anzahl Tage										
Hedmark	10,4	10,0	8,8	9,6	8,8	9,2	10,0	8,0	7,8	9,1
Brönnöy	16,8	16,2	13,6	13,6	15,2	15,8	15,8	13,6	13,6	14,8
Mosjöen	14,8	14,2	13,0	13,0	13,0	14,0	—	11,6	10,4	13,0
(Tynset	—	—	—	13,0	13,5	—	—	12,6	11,8)	—
Jæren	12,0	12,0	10,3	10,0	11,3	12,3	—	11,0	11,0	11,2
Mittel	13,5	13,1	11,4	11,6	12,1	12,8	—	11,1	10,7	12,0
Schossen, Anzahl Tage										
Hedmark	66,7	58,0	56,5	56,0	55,0	59,3	56,8	54,0	50,0	56,9
Brönnöy	83,6	77,2	76,4	71,0	72,8	77,8	79,6	68,5	60,5	73,5
Mosjöen	70,6	68,4	66,2	64,0	65,0	66,6	—	61,4	59,6	65,2
(Tynset	—	—	—	60,0	63,5	—	—	64,3	53,3)	—
Jæren	87,0	73,7	73,0	68,3	77,7	80,7	—	70,3	64,0	74,3
Mittel	77,0	69,3	68,0	64,8	67,6	71,1	—	63,6	58,5	67,5
Reife, Anzahl Tage										
Hedmark	114,0	109,7	105,3	104,0	104,7	108,0	110,0	101,7	100,0	105,9
Brönnöy	123,3	120,8	120,5	112,8	112,0	122,3	125,8	111,5	104,8	116,0
Mosjöen	107,5	107,3	106,0	106,3	105,3	105,3	—	102,4	102,4	105,3
(Tynset	—	—	—	117,5	117,5	—	—	117,5	117,5)	—
Jæren	136,5	134,0	125,5	126,5	132,5	131,5	—	120,0	121,0	128,4
Mittel	120,3	118,0	114,3	112,4	113,6	116,8	—	108,9	107,1	113,9
Strohlänge, cm.										
Hedmark	130,0	128,3	116,7	116,7	115,0	130,0	113,3	107,5	100,0	118,0
Brönnöy	116,0	125,0	116,0	122,0	121,0	119,0	115,0	118,3	111,3	118,6
Mosjöen	121,0	131,0	128,0	119,0	126,0	123,0	—	110,0	105,0	120,4
(Tynset	—	—	—	113,0	121,0	—	—	120,0	113,0)	—
Jæren	130,0	123,3	115,0	113,3	120,0	110,0	—	110,0	100,0	115,2
Mittel	124,3	126,9	118,9	117,8	120,5	120,5	—	111,5	104,1	118,1
Strohdiameter, mm.										
Hedmark	4,57	4,63	4,50	4,27	4,47	4,67	4,17	4,25	4,03	4,42
Brönnöy	4,48	4,72	4,78	4,38	4,78	4,58	4,22	3,87	4,23	4,48
Mosjöen	3,88	4,30	4,30	3,98	4,52	4,42	—	3,74	3,80	4,12
(Tynset	—	—	—	4,60	5,04	—	—	4,38	4,38)	—
Jæren	4,70	4,65	4,40	4,05	4,45	4,30	—	4,30	4,18	4,38
Mittel	4,41	4,58	4,50	4,17	4,56	4,49	—	4,04	4,06	4,35

	Hafer							Gerste		Mittel
	1	2	3	4	5	6	7	08	077	
Anzahl Halme pr Pflanze										
Hedmark	3,31	2,86	2,27	2,35	1,81	2,46	3,37	2,84	-	2,61
Brönnöy	3,48	2,90	3,25	2,70	2,78	2,64	2,75	4,26	3,17	3,10
Mosjöen	4,23	3,65	3,57	3,41	3,04	3,05	4,50	4,46	3,84	3,77
(Tynset	—	—	—	4,65	4,23	—	—	5,46	4,87)	—
(Jæren	2,84	—	2,29	—	—	—	—	4,34	3,25	3,18)
Mittel	3,67	3,14	3,03	2,82	2,54	2,72	3,54	4,36	3,51	3,16

Das *Schossen* ist auch in Hedmark am schnellsten vorsichgegangen und hat in Jæren, Brönnöy und Tynset die meiste Zeit gebraucht. Die Gerste ist etwas rascher als der Hafer und die Linien kommen nach dem Schossen in derselben Reihefolge wie nach der Reife. Mit a. W., keine der benutzten Linien hat Tendenz zu frühere oder spätere Schossen gezeigt, als man nach ihrer Reifezeit erwarten sollte.

Auch die *Reife* ist in Hedmark am schnellsten vorsichgegangen, doch ist sie in Mosjöen 1918—22 ebenso früh gewesen. Für beide Perioden zeigt Jæren die späteste Reife. Die wenigen Linien, die in Tynset reif geworden sind, haben daselbst beinahe ebenso viel Zeit gebraucht wie in Jæren.

Die angeführten Angaben über die Anzahl der Tage von der Aussaat bis zum Keimen, Schossen und der Reife sind nach Observationen der Mitarbeiter angegeben. Die im folgenden besprochenen Zahlen für Strohlänge, Strohdiameter und Anzahl Halme pr Pflanze sind durch Messung und Zählung des von den Mitarbeitern jährlich eingeschickten Materials gefunden worden.

Die *Strohlänge* ist von dem Wurzelhals bis zum obersten Punkt des Blütenstandes gemessen worden, gibt also die Gesamthöhe der Pflanze über der Erdoberfläche an. Sie ist in der Periode 1913—17 in dem niederschlagsreichen Küstenklima in Jæren durchschnittlich am grössten geworden, etwas kleiner in Mosjöen, während der Unterschied zwischen den übrigen Stationen geringer ist. In der Periode 1918—22 liegen alle Stationen ziemlich nahe bei einander, was teilweise dem zuzuschreiben ist, dass Jæren während diesen Jahren nicht die oben besprochene grosse Strohlänge aufweist. Daran trägt zweifellos der Fritfliegenangriff, der gerade einige dieser Jahre besonders bösartig auf den Feldern von Jæren gewütet hat, die Schuld. Die erste Periode ist nicht zuletzt für diesen Charakter insgesamt bedeutend sicherer als

die zweite. Hafer Nr. 1 hat sich in Hedmark in beiden Perioden durch eine relativ grosse Strohlänge ausgezeichnet. Dasselbe ist bei beiden Gerstenlinien der Fall, die in allen drei Küstenklimagebieten (Strinna, Brönnöy, Jæren) eine verhältnismässig weniger üppige Entwicklung aufweisen als die Haferlinien. Es ist vermutlich die wohlbekannte geringere Eignung der sechszeiligen Gerste für das Küstenklima, die hier zum Ausdruck kommt.

Der *Strohdiameter* ist mit einer Genauigkeit von 0,1 mm an jeder Pflanze und zwar dem dickesten Internodium des gröbsten Halmes gemessen worden. In der Periode 1913—17 steht Jæren in einer Sonderstellung für sich allein; denn hier zeigen sämtliche Linien einen grösse-

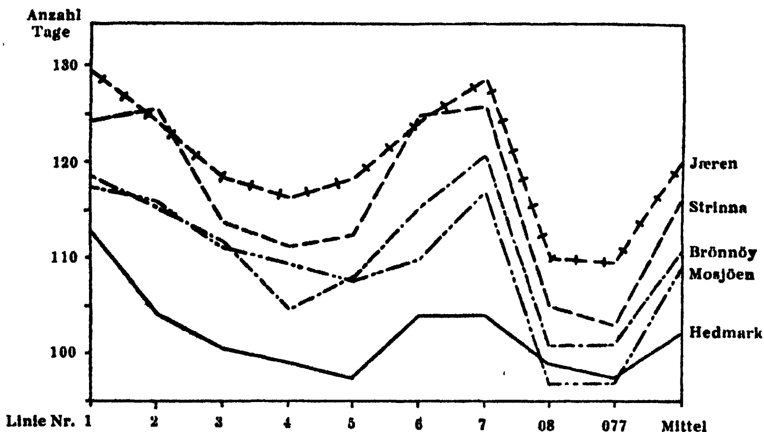


Fig. 4. Reifezeit 1913—17.

ren Strohdiameter als alle anderen Stationen, zwischen welchen der Unterschied untereinander nicht gross ist (siehe Fig. 5). An zweiter Stelle kommen Mosjöen und Tynset. Wie man erwarten konnte, besteht also eine gewisse Ähnlichkeit zwischen dem Ausschlag für Strohlänge und dem für Strohdiameter. In der Periode 1918—22 sind die Angaben aus dem bei der Besprechung der Strohlänge genannten Grunde weniger zuverlässlich.

Die *Anzahl der Halme pr Pflanze*, gefunden durch Zählung aller rispen- oder ährentragenden Halme und Division durch die Pflanzenzahl, ist 1913—17 für Strinna und Jæren am niedrigsten, während sie für das dritte Küstenklimagebiet Brönnöy mittelhoch ist. Für 1918—22 sind die Zahlen weniger sicher, für Jæren mussten sie bei einigen Linien ganz entfallen. Der Hafer Nr. 1 zeichnet sich überall durch eine grosse Zahl Halme pr Pflanze aus.

Sowohl bei den hier vorgelegten Versuchen wie bei den früher besprochenen Untersuchungen von norwegischen lokalen Hafersorten (CHRISTIE 1909) sind also grosse Strohlänge und grosser Strohdiameter in Verbindung mit einer relativ kleinen Zahl von Halmen pr Pflanze an das Küstenklima gebunden.

Die *Kornfarbe* ist bei der Linie des grauen Hafers Nr. 2 etwas wechselnd gewesen. Normalerweise ist sie sowohl auf den unteren als auch auf den oberen Deckspelzen kräftig grau gewesen. In gewissen Fällen (Brönnöy 1919, Aas 1920 und Jæren 1921) aber war sie ausgeprägt schwach grau, weshalb praktisch genommen weisskörnige Pflanzen vorgenommen sind. In ein paar anderen Fällen sind sehr

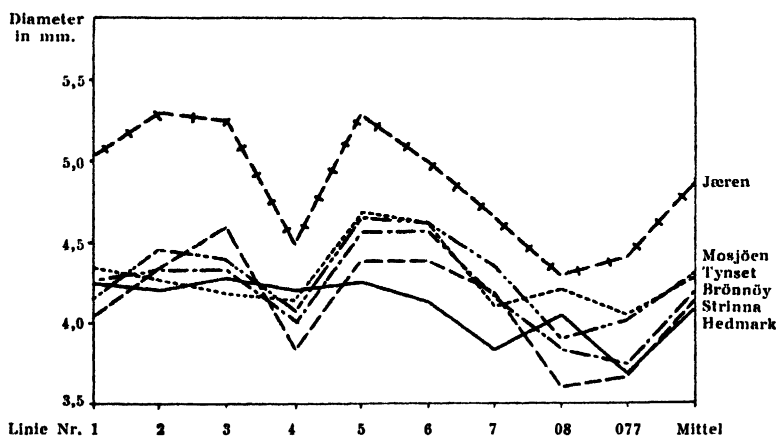


Fig. 5. Strohdiameter 1913—17.

kräftige graukörnige Pflanzen aufgetreten, ohne dass es möglich gewesen ist, diese Variationen in Verbindung mit der Station, den Wetterverhältnissen oder dem Grad der Reife zu bringen. Es ist eine bekannte Sache, dass die Kornfarbe bei grauen Haferlinien ziemlich variabel ist, ohne dass es anscheinend gelungen ist, eine zusagende Erklärung dieses Verhaltens zu geben. Die Kornfarbe der Linien Nr. 3 und 4 des schwarzen Hafers ist nicht wechselnder gewesen, als dass man dies durch den ungleichen Grad der Reife erklären könnte.

Die *Begrannung* hat etwas mehr variiert. So hat der Hafer Nr. 1, dessen Grannen normal mittelkräftig entwickelt, unten schwarz, aber nur unbedeutend winkelförmig sind, 1922 in Jæren schwache Entwicklung der Grannen und viele grannenlose Ährchen gezeigt. Nr. 3, der gewöhnlich kräftige Grannen hat, aber nur an den Aussenkörnern der Ährchen, zeigte 1920 und 1921 in Aas wie 1922 in Hedmark teilweise

kräftige Grannen sowohl am Aussen- wie auch am Zwischenkorn. Dasselbe war bei Nr. 5 1920 in Jæren und 1922 in Hedmark der Fall. Gewöhnlich ist angegeben worden, dass bei *Avena sativa* zwei Grannen pr Ährchen nicht vorkommen. Bei alten norwegischen Lokalsorten ist dies indessen durchaus keine Seltenheit, bei gewissen derselben sind zwei Grannen pr Ährchen bei mehr als der Hälfte sämtlicher untersuchter Pflanzen nachgewiesen worden (CHRISTIE 1909).

Der normal stark begrannte Nr. 5 zeigte 1921 in Mosjöen eine sehr schwache Entwicklung der Grannen, indem die Mehrzahl der Körner ganz ohne Grannen war. Der normal schwach begrannte Nr. 7 erwies sich in ein paar Fällen grannenlos.

Die *Behaarung der Basis des Aussenkornes* ist bei Nr. 1 normal sehr kräftig mit zahlreichen mittellangen Haaren versehen. Diese Behaarung ist in einzelnen Fällen weniger stark entwickelt gewesen, es wurde sogar (Aas 1920) eine Pflanze mit ganz unbehaarter Basis gefunden. Diese gab jedoch im Jahre 1921 40 Pflanzen, welche alle die normale Behaarung der Linie hatten, weshalb es sich hier nur um eine Modifikation handeln kann.

Hafer Nr. 2 hat normal unbehaarte Basis. Er hat indessen (Jæren 1918 und 1919, Brönnöy und Hedmark 1919, Aas 1920) einzelne, lange Haare, 1921 in Jæren sogar zahlreiche, lange Haare ergeben. Bei den normal schwach behaarten Nr. 4, 6 und 7 konnte in mehreren Fällen überhaupt keine Basisbehaarung nachgewiesen werden, in anderen ist sie relativ reichlich gewesen.

Die Anzahl der Haare an der Basis des Aussenkornes scheint also bei ein und derselben Haferlinie sehr stark wechseln zu können. Die Länge der Behaarung scheint hingegen ein sehr fester Charakter zu sein; in dieser Hinsicht konnte bei den Linien keine Variation nachgewiesen werden.

Behaarung längs der Seiten des oberen Deckspelzes kommt bei Nr. 3 vor, der normal an dieser Stelle eine ziemlich dichte Reihe von Haaren hat, und Nr. 5, bei dem sich normal nur einzelne Haare vorfinden. Bei Nr. 3 hat diese Behaarung von schwach bis fast ebenso dicht, wie sie normal bei *A. fatua* vorkommt, schwanken können. Bei Nr. 4 hat sie zwischen beinahe unbehaart und dem Behaarungsgrad, der sich gewöhnlich bei Nr. 3 findet, gewechselt (Jæren 1920, Hedmark 1922). Behaarung der Seiten des oberen Deckspelzes ist bei keiner der übrigen Linien nachgewiesen worden.

Endlich wurden von Nr. 7 einzelne *Fatuiden* (siehe Fig. 1) ausgespalten, derart 2 Individuen 1915 in Strinna, 1 1915 in Tynset und 1

1916 in Strinna. Alle zeigten den typischen Fatuid-Charakter (NILSSON-EHLE 1911, 1921): kräftig entwickelte Grannen an allen Körnern des Ährchens, dichte Behaarung der Achse (Rachis) des Ährchens sowie an der Basis der Körner. Diese war eiförmig vertieft und mit einem charakteristischen Ringwulst versehen, der bewirkt, dass die Körner bei der Reife sehr leicht ausfallen. Im übrigen wiesen die Fatuiden das für Nr. 7 typische Aussehen: Steifrispe, gelbe Kornfarbe und unbehaarte Deckspelzen. Ebenso war die Behaarung der Fatuiden an der Rachis und Kornbasis kurz, wie es bei der Basisbehaarung der Nr. 7 der Fall ist.

In allen drei Fällen sind diese Fatuiden unter schwierigen Wachstumbedingungen aufgetreten — kalten Sommern, die eine wenig befriedigende Entwicklung ergaben. Es ist trotzdem nicht wahrscheinlich, dass ihr Vorkommen damit in Verbindung gebracht werden kann. An mehreren Stationen sind die Jahre ebenso ungünstig gewesen, ohne dass Fatuiden aufgetreten sind, und diese sind durchaus nicht selten auch in den Jahren, in welchen der Hafer eine sehr zufriedenstellende Entwicklung erreicht hat. In Verbindung mit anderen Haferuntersuchungen haben wir sie wiederholt bei Nr. 7 wie auch bei anderen Haferlinien gefunden. Nichts deutet darauf hin, dass der Wegfall von Vererbungsanlagen, die das Vorkommen der Fatuiden bedingen, unter ungünstigen Wachstumbedingungen häufiger erfolgen sollte, als unter günstigeren.

ANBAU VON SAATGUT DER VERSCHIEDENEN STATIONEN AN EIN UND DERSELBEN STATION.

Der zweite Teil des Versuchsplanes ging, wie früher erwähnt, darauf hinaus, nach einer Reihe von Jahren zu untersuchen, ob durch Anbau von Linien an ein und derselben Station nachgewiesen werden könnte, dass sie Veränderungen erlitten hatten, die mit ihrem früheren Anbau unter den ungleichen Wachstumbedingungen in Verbindung gesetzt werden könnten.

Dieser vergleichende Anbau an ein und derselben Station ist leider nicht so gut wie erwünscht gelungen. Zur Orientierung wurde 1920 in Aas eine derartige vorläufige Prüfung vorgenommen, die eine gute und gleichartige Entwicklung gab, weshalb ihre Resultate als brauchbar angesehen werden müssen. Zur endlichen Prüfung wurde das Material 1923 und 1924 in Hedmark ausgesät. In beiden Jahren waren indessen die Felder derart starken Insektenschäden (Drahtwurm und Fritfliege) ausgesetzt, dass sie keine brauchbaren Zahlen gaben. Kennzeichen wie

Strohlänge, Strohdiameter und Zahl der Halme erfordern eine so weit wie möglich vollständig normale Entwicklung der Pflanzen, wenn die Resultate zuverlässlich sein sollen. Der Insektenschaden war 1924 so schwer, dass mehrere Nr. kein brauchbares Saatgut gaben und eine erneuerte Prüfung dadurch unmöglich gemacht wurde. Wir können darum keine andere Resultate als die der Prüfung des Jahres 1920 in Aas vorlegen (Tabelle 4).

TABELLE 4. *Anbau in Aas 1920 des Materials von den verschiedenen Stationen.*

	Hafer Nr.						Gerste Nr.		Mittel
	1	2	3	4	5	6	08	077	
Strohlänge, cm.									
Hedmark	160	145	125	125	130	145	115	100	130,6
Brönnöy	155	145	125	135	135	135	110	100	130,0
Mosjöen	155	145	125	130	135	130	115	105	130,0
(Tynset	—	—	—	—	—	—	115	100)	—
Jæren	160	150	125	135	135	135	120	95	131,9
Mittel	157,5	146,3	125,0	131,3	133,8	136,3	115,0	100,0	130,6
Strohdiameter, mm.									
Hedmark	5,6	5,6	5,2	5,0	5,4	5,6	4,2	4,1	5,09
Brönnöy	5,6	5,3	5,6	5,2	5,8	5,5	4,0	4,5	5,19
Mosjöen	5,5	5,6	4,9	5,1	5,5	5,0	4,3	4,5	5,05
(Tynset	—	—	—	—	—	—	4,4	4,4)	—
Jæren	5,6	5,5	5,2	5,2	5,6	5,7	4,3	4,2	5,16
Mittel	5,58	5,50	5,22	5,13	5,58	5,45	4,24	4,34	5,10
Anzahl Halme pr Pflanze									
Hedmark	4,7	2,2	2,2	2,8	2,3	3,0	2,9	2,7	2,85
Brönnöy	3,6	2,7	2,5	2,5	2,8	2,9	3,5	3,0	2,94
Mosjöen	3,2	3,3	2,4	2,5	2,7	2,3	2,5	2,8	2,71
(Tynset	—	—	—	—	—	—	3,3	3,4)	—
Jæren	2,8	2,1	2,5	3,2	2,5	2,7	2,9	3,3	2,75
Mittel	3,58	2,58	2,40	2,75	2,58	2,73	3,02	3,04	2,86

Durch diese konnte nachgewiesen werden, dass Saatgut von Tynset und teilweise von Mosjöen 1—2 Tage länger zum Keimen benötigte als Saatgut von den übrigen Stationen, eine natürliche Folge davon, dass es weniger vollreif war. Beim Schossen ist der Unterschied jedoch

praktisch genommen ausgeglichen und bei der Reife ist er völlig verschwunden. Die Reifezeit aller Linien ist für Saatgut sämtlicher Stationen gleich. Es besteht kein Grund, diese sehr gleichartigen Daten wiederzugeben, weshalb in der Tabelle 4 nur die Resultate der übrigen drei untersuchten Charaktere angegeben sind.

Die *Strohlänge* ist für Jæren allerdings unbedeutend grösser als an den anderen Stationen, aber der Unterschied ist so gering, dass es ganz sicher richtig ist, nicht damit zu rechnen. Obwohl die Strohlänge in der zuverlässlichen Periode 1913—17 (Tabelle 2) die grössten Zahlen gerade für Jæren gab, lässt sich nicht sagen, dass eine Wirkung hiervon bei dem Anbau 1920 in Aas nachgewiesen werden konnte.

Der *Strohdiameter* ist im Mittel für alle Nr. bei Saatgut von Brönnöy und Jæren etwas grösser als von den anderen zwei Versuchsstationen. Von jenen zeigt Jæren in der Tabelle 2 einen grossen Strohdiameter, Brönnöy nur einen mittleren. In der Tabelle 3 hat Brönnöy einen grossen Strohdiameter, Jæren einen mittleren, doch litt das Material in Jæren, wie früher erwähnt, während dieser Jahre so sehr durch Fritfliegenangriffe, dass man den Zahlen von dort kein besonderes Gewicht beilegen kann. Der Strohdiameter ist in der Tabelle 4 für Hedmark und Mosjöen klein, in den Tabellen 2 und 3 klein beziehungsweise mittel und gut mittel bezw. klein. Auch für dieses Merkmal liess sich keine Wirkung des Anbaues an den verschiedenen Versuchsstationen nachweisen.

Die *Zahl der Halme pr Pflanze* des Saatgutes der vier Stationen, wo sowohl Hafer als auch Gerste angebaut wurde, zeigt eine geringe Variation. Etwas anders liegen die Verhältnisse in Tynset, wo leider nur Gerste Saatgut gab, das 1920 zur Prüfung in Aas brauchbar war. Sowohl in der Tabelle 2 als auch in der Tabelle 3 zeigt die Gerste grosse Zahlen für Halme pr Pflanze für Tynset und in der Tabelle 4 ist dasselbe der Fall. Indessen besteht die Möglichkeit, dass dies bei dem Anbau in Tynset wie bei dem in Aas dem zugeschrieben werden kann, dass das Saatgut von Tynset eine etwas schwächere Keimfähigkeit gezeigt hat, die bei Aussaat mit einem bestimmten Abstand zwischen den einzelnen Körnern zu einem dünneren Bestand führte und als Folge hiervon wieder zu einer grösseren Anzahl Halme pr Pflanze als für die übrigen Stationen.

Eine sichere Wirkung des Anbaues unter den ungleichen Wachstumbedingungen konnte darum bei keinem der untersuchten Charaktere nachgewiesen werden.

Unsere Untersuchungen haben somit eine Reihe von Zahlen dafür geliefert, wie reine Linien von Hafer und Gerste auf ungleiche Wachstumbedingungen reagieren. U. a. haben sie gezeigt, dass man bei Anbau im Küstenklima dieselbe grosse Strohlänge und denselben grossen Strohdiameter in Verbindung mit einer relativ kleinen Zahl von Halmen pr Pflanze bekommt, wie früher an Lokalsorten von Gebieten mit Küstenklima nachgewiesen worden ist, auch wenn diese Lokalsorten unter anderen Klimaverhältnissen angebaut worden waren. Mehrere Verfasser haben bei einer Reihe anderer Pflanzenarten eine ähnliche deutliche Parallelität zwischen ihren Standortmodifikationen und ihren erblichen Variationen gefunden, am ausführlichsten ist das Verhalten wohl von Turesson (1922, 1923, 1925) dokumentiert worden. Ein einwandfreier Nachweis, dass Standortmodifikationen in erbliche Variationen übergehen können, ist indessen noch nicht erbracht und es wird zur Zeit als wahrscheinlich angesehen, dass er nicht erbracht werden kann, selbst wenn sich die Möglichkeit hierfür nicht leugnen lässt. Unseren Untersuchungen gelang es leider nicht, etwas zur Lösung dieser Frage beizutragen. Es ist schwierig sie experimentell auf eine befriedigende Weise zu behandeln.

ZITIERTE LITERATUR.

1. Christie, W. 1909. Undersökelser av gamle norske havresorter. Beretning om Hedemarkens amts forsöksstations virksomhet 1909, S. 29—55.
2. — 1913. Undersökelser over norsk graaert samt nogen krydsninger mellem former av den og *Pisum sativum*. Ibid. 1913, S. 29—78.
3. — 1914. Undersökelser over norske bygsorter. Beretning fra Statens forsöksgaard paa Hedemarken 1914, S. 40—60.
4. — 1915. Fortsatte undersökelser over norske bygsorter. Ibid. 1915, S. 38—45.
5. Johannsen, W. 1903. Über Erblichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena.
6. Nilsson-Ehle, H. 1911. Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre V, S. 1—37.
7. — 1921. Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuidmutationen beim Hafer. Hereditas II, S. 401—409.
8. Turesson, G. 1922 a. The species and the variety as ecological units. Hereditas III, S. 100—113.
9. — 1922 b. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas III, S. 211—350.
10. — 1923. The scope and import of genecology. Hereditas IV, S. 171—176.
11. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas VI.

KOPPELUNGEN UND SYNTHETISCHE LETHALITÄT BEI DEN CHLOROPHYLL-FAKTOREN DER GERSTE

VON *CARL HALLQVIST*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

IN einer Abhandlung in Bd. V dieser Zeitschrift S. 49—83 habe ich über eine Anzahl Chlorophyllmutanten bei Gerste, ihre Entstehung und primären Spaltungen berichtet. Damals habe ich darauf hingewiesen, dass diese Chlorophyllmutanten, weil sie schon im Keimlingsstadium erkennbar sind, sich besonders zu Laboratoriumsarbeit eignen und dadurch genetische Analysen in sehr grossem Massstabe möglich machen. Die Häufigkeit der Chlorophyllmutanten bei Gerste hat auch zur Vermutung geführt, dass mit der Zeit genügend Differenzpunkte aufgefunden werden sollten um eine vollständige Koppelungsanalyse möglich zu machen. Die Gerste schien also ein besonders günstiges Material für eine Nachprüfung der MORGANschen Hypothese bei Pflanzen darzubieten. Bei der fortgesetzten Arbeit sind noch mehrere Mutanten erschienen, sodass die Hoffnung, das nötige Kreuzungsmaterial mit geeigneten Eigenschaften zu erhalten weiter gestärkt worden ist. Bis jetzt ist die Kreuzungsarbeit nicht so weit gediehen, dass ein annähernd vollständiges Bild über die Koppelungsverhältnisse bei Gerste erhalten werden könnte. In dieser Abhandlung sei das bis jetzt in dieser Hinsicht gefundene mitgeteilt und auf einige Spaltungserscheinungen, die dabei aufgetreten sind, näher eingegangen.

Um den Überblick zu erleichtern, sind die eingehender studierten Eigenschaften im Schema Seite 231 zusammengestellt. Es sind noch mehrere Eigenschaften und Kombinationen in Arbeit, aber noch nicht genügend geklärt. In Tabelle 1 sind die erhaltenen Spaltungsresultate summarisch mitgeteilt. Die summierten, in verschiedenen Generationen gefundenen dihybriden Spaltungszahlen sind unter der Rubrik Individuenproportionen vereinigt, unter der Bezeichnung Familienproportionen ist die Anzahl Nachkommenschaften von verschiedenem Spaltungstypus zusammengestellt. Die gefundenen Zahlen werden in der Tabelle durchweg mit Erwartungszahlen für normale und freie Spal-

tung verglichen. Die Kreuzungen sind in der Regel in beiderlei Richtungen ausgeführt, die reziproken Kombinationen haben immer dieselben Resultate ergeben. Wenn von der Kreuzungsrichtung abgesehen wird, sind zwischen den fraglichen Mutanten 78 Kombinationen möglich und von diesen wurden etwas mehr als die Hälfte (42 St.) eingehend untersucht. Einen Teil dieser Kombinationen, der von NILSSON-EHLE (1922) untersucht worden ist, habe ich mit wenigen Ausnahmen nicht bearbeitet.

Ein Blick auf die Spaltungszahlen belehrt sofort, dass in vielen Fällen erhebliche Abweichungen von normalen Spaltungsverhältnissen vorliegen. Wenn man nach den Ursachen dieser Abweichungen sucht, liegt es sehr nahe an Klassifizierungsschwierigkeiten zu denken. Die Mehrzahl der Merkmale beziehen sich ja auf die Chlorophyllfarbe und sie unterscheiden sich meistens nur durch den verschiedenen Grad der Reduktion dieser Eigenschaft. Wenn auch im allgemeinen keine solche Schwierigkeit besteht, so ist doch nicht zu verneinen, dass in einigen Fällen eine gewisse Unsicherheit in den Spaltungszahlen in dieser Weise hervorgerufen werden kann.

Sämtliche Mutanten lassen sich vom Normaltypus leicht unterscheiden, nur in einzelnen Fällen können in dieser Hinsicht unter gewissen äusseren Bedingungen Schwierigkeiten entstehen. Bei der Art der Ausführung meiner Analysen kam dies nur bei einer Mutante, nämlich bei *Linearis* vor; in bezug auf die übrigen ist infolge der Versuchsbedingungen eine Verwechslung zwischen normalen und Mutantenkeimlingen als ausgeschlossen zu betrachten.

Die *Linearis*-Mutanten sind normal grün und im Keimlingsstadium nur durch ihr kleineres und schmaleres Blatt zu unterscheiden. In späteren Stadien verändert sich ihr Aussehen beträchtlich, und sie können dann mit normalen Pflanzen nicht verwechselt werden. Im Keimlingsstadium kann aber ein zufällig kräftiger *Linearis*-Keimling leicht als normal gruppiert werden und umgekehrt kann ein schwaches Normal-Individuum leicht für *Linearis* gehalten werden. Es ist einleuchtend, dass die Wahrscheinlichkeit falsch zu klassifizieren je nach der Kräftigkeit und Vitalität der Mutterpflanzen bald nach der einen und bald nach der anderen Richtung überwiegen kann. Bei Analysen von dihybriden Spaltungen in F_3 hat man aber für jeden Fall von Gruppierung der *Linearis*-Mutanten eine gewisse Kontrolle in den Spaltungszahlen der gleichzeitig analysierten monohybriden *Linearis*-Spaltungen. In der Kreuzung Nr. 33 kommt ein sehr grosser Überschuss an grünen Keimlingen (D/M = + 4,1), und gleichzeitig ein be-

trächtliches Defizit in der *Linearis*gruppe vor (D/M = — 2,7). In diesem Falle beruht der grosse Überschuss an grünen Keimlingen ohne Zweifel in wesentlichem Grade darauf, dass *Linearis*keimlinge als normale klassifiziert worden sind. Diese Annahme wird durch die Spaltungszahl der monohybrid *Linearis*spaltenden Familien derselben Kreuzung bekräftigt. Hier wurden nämlich gefunden: 3399 normal + 988 *Linearis*, während zu erwarten war: 3290,2 + 1096,8; D/M = 108,8/28,7

SCHEMA 1.

	Alb 1	Alb 2	Alb 3	Alb 4	X 1	X 2	Chlor	Scl	Vir 1	Vir 3	Lut 1	Zw 1	Lin
Alb 1		1 NF	2 NF	3	4	5 NF	6 NF	7	8	9	10	11	12
Alb 2			13 NF	14	15 NF	16 NF	17 NF	18	19	20	21	22	23
Alb 3				24 K	25 NF	26 EF	27 EK	28 FF	29 NF	30	31 NF	32 ZEF	33 NZF
Alb 4					34	35 NF	36 K	37	38 NF	39 NF	40 NF	41 ZEF	42
X 1						43	44 NF	45 NF	46 EF	47 EF	48	49	50
X 2							51 NF	52 NF	53 EF	54 NF	55	56 ZF	57 NF
Chlor								58 NF	59 NF	60	61 NF	62 ZF	63
Scl									64 NF	65	66 NF	67	68 NF
Vir 1										69	70	71	72 NF
Vir 3											73	74	75
Lut 1												76 ZF	77
Zw 1													78
													Lin

Zeichen-Erklärung.

N = Normale Spaltung.
E = Elimination.
F = Freie Kombination der Faktoren.
K = Koppelung.
Z = Zwergkomplikation.

= 3,8, also ein grosses Defizit in der *Linearis*gruppe. Für Kreuzungen mit *Linearis* müssen daher die Versuchsbedingungen so geändert werden, dass die Abrechnung in einem späteren Entwicklungsstadium — wo auch diese Mutante vom Normaltypus leicht unterschieden werden kann — erfolgen kann.

TABELLE 1.

Nr.			Individuenproportionen				
			1	2	3	4	S:me
1	*Albina* 1 × *Albina* 2	—	NILSSON-EHLE 1922, S. 198				
2	*Albina* 1 × *Albina* 3	—	— 1922, S. 198				
5	*Albina* 1 × *Xantha* 2	—	— 1922, S. 197				
6	*Albina* 1 × *Chlorina*	—	— 1922, S. 196				
13	*Albina* 2 × *Albina* 3	—	— 1922, S. 198				
15	*Albina* 2 × *Xantha* 1	—	— 1922, S. 197				
16	*Albina* 2 × *Xantha* 2	—	— 1922, S. 197				
17	*Albina* 2 × *Chlorina*	—	— 1922, S. 197				
		Erw.	13994,5	10884,6			
24	*Albina* 3 × *Albina* 4		12543	12336	—	—	24879
	1: *Grün*, 2: *Albina*	D/M	$+{}^{1451,5}/_{78,2}=18,6$				
		Erw.	302,6	100,9	134,5		
25	*Albina* 3 × *Xantha* 1		297	112	129	—	538
	1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Albina*	D/M	$-{}^{5,6}/_{11,5}=0,5$	$+{}^{11,1}/_{9,1}=1,2$	$-{}^{5,5}/_{10,0}=0,6$		
		Erw.	3318,2	1106,1	1474,8		
26	*Albina* 3 × *Xantha* 2		3457	1097	1345	—	5899
	1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Albina*	D/M	$+{}^{138,8}/_{38,1}=3,6$	$-{}^{9,1}/_{26,7}=0,3$	$-{}^{129,8}/_{33,8}=3,9$		
		Erw.	4640,6	1546,9	2062,5		
27	*Albina* 3 × *Chlorina*		4336	2093	1821	—	8250
	1: *Grün*, 2: *Chlorina*, 3: *Albina*	D/M	$-{}^{304,6}/_{45,1}=6,8$	$+{}^{546,1}/_{35,5}=15,4$	$-{}^{241,5}/_{39,8}=6,1$		
		Erw.	4232,8	1410,9	1881,3		
28	*Albina* 3 × *Superchlorina*		4402	1407	1716	—	7525
	1: *Grün*, 2: *Superchlorina*, 3: *Albina*	D/M	$+{}^{169,2}/_{43,0}=3,9$	$-{}^{3,9}/_{33,9}=0,1$	$-{}^{165,3}/_{37,6}=4,4$		
		Erw.	8392,5	2797,5	3730		
29	*Albina* 3 × *Virescens* 1		8468	2718	3734	—	14920
	1: *Grün*, 2: *Virescens*, 3: *Albina*	D/M	$+{}^{75,5}/_{60,6}=1,2$	$-{}^{79,5}/_{47,7}=1,7$	$+{}^{4,0}/_{52,9}=0,1$		
		Erw.	1111,5	370,5	494		
31	*Albina* 3 × *Lutescens* 1		1111	383	482	—	1976
	1: *Grün*, 2: *Lutescens*, 3: *Albina*	D/M	$-{}^{0,5}/_{22,1}=0,0$	$+{}^{12,5}/_{17,4}=0,7$	$-{}^{12,0}/_{19,2}=0,6$		
		Erw.	5144,1	1714,7	2286,3		
32	*Albina* 3 × *Zwerg* 1		5822	1228	2095	—	9145
	1: *Grün*, 2: *Zwerg*, 3: *Albina*	D/M	$+{}^{677,9}/_{47,5}=14,3$	$-{}^{486,7}/_{37,8}=13,0$	$-{}^{191,3}/_{41,4}=4,6$		

TABELLE 1.

	Familienproportionen							Spalt.-Typus	
	Dihybr.	Monohybride 1	Monohybride 2	Konst. grüne	S:me				
—	—	—	—	—		—		9:7	NF
—	—	—	—	—	—	—		»	NF
—	—	—	—	—	—	—		9:3:4	NF
—	—	—	—	—	—	—		»	NF
—	—	—	—	—	—	—		9:7	NF
—	—	—	—	—	—	—		9:3:4	NF
—	—	—	—	—	—	—		»	NF
—	—	—	—	—	—	—		»	NF
Erw.	84,4	84,4	—	21,1					
	143	46	—	1	190	—		9:7	K
D/M	—	—	—	—					
—	—	—	—	—	—	—		9:3:4	NF
Erw.	65,7	32,9	32,9	16,4		1: *Xantha*-spalt.			
	63	38	36	11	148			»	EF
D/M	−2,7/6,1 = 0,4	+5,1/5,1 = 1,0	+3,1/5,1 = 0,6	−5,4/3,8 = 1,5		2: *Albina*-spalt.			
Erw.	30,2	15,1	15,1	7,6		1: *Chlorina*-spalt.			
	49	9	9	1	68			»	EK
D/M	+18,8/4,1 = 4,6	−6,1/3,4 = 1,8	−6,1/3,4 = 1,8	−6,6/2,6 = 2,6		2: *Albina*-spalt.			
Erw.	74,2	37,1	37,1	18,6		1: *Superchl.*-spalt.			
	62	37	45	23	167			»	EF
D/M	−12,2/6,4 = 2,0	−0,1/5,4 = 0,0	+7,9/5,4 = 1,5	+4,4/4,1 = 1,1		2: *Albina*-spalt.			
Erw.	93,8	46,9	46,9	23,4		1: *Virescens*-spalt.			
	104	46	49	12	211			»	NF
D/M	+9,2/7,2 = 1,3	−0,4/6,0 = 0,1	+2,6/6,0 = 0,4	−11,4/4,6 = 2,3		2: *Albina*-spalt.			
Erw.	37,3	18,7	18,7	9,3		1: *Lutescens*-spalt.			
	39	20	17	8	84			»	NF
D/M	+1,7/4,6 = 0,4	+1,3/3,8 = 0,3	−1,7/3,8 = 0,4	−1,3/2,9 = 0,4		2: *Albina*-spalt.			
Erw.	217,3	108,7	108,7	54,3		1: *Zwerg*-spalt.			
	213	98	118	60	489			»	ZEF
D/M	−4,3/11,0 = 0,4	−10,7/9,2 = 1,2	+9,3/9,2 = 1,0	+5,7/6,9 = 0,9		2: *Albina*-spalt.			

Nr.			Individuenproportionen 1	2	3	4	S:me
33	*Albina* 3 × *Linearis* 1: *Grün*, 2: *Linearis*, 3: *Albina*	Erw.	5826,9	1942,3	2589,8	—	10359
			6040	1835	2684		
		D/M	+213,1/51,6 = 4,1	−107,3/39,7 = 2,7	−94,2/44,1 = 2,1		
35	*Albina* 4 × *Xantha* 2 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Albina*	Erw.	5402,3	1800,8	2401	—	9604
			5496	1747	2361		
		D/M	+93,7/48,6 = 1,9	−53,8/38,8 = 1,4	−40/42,4 = 0,9		
36	*Albina* 4 × *Chlorina* 1: *Grün*, 2: *Chlorina*, 3: *Albina*	Erw.	9738	3246	4328	—	17312
			8998	3880	4434		
		D/M	−740/65,8 = 11,3	+634/51,4 = 12,3	+106,0/57,0 = 1,9		
38	*Albina* 4 × *Virescens* 1 1: *Grün*, 2: *Virescens*, 3: *Albina*	Erw.	4575,4	1525,1	2033,5	—	8134
			4649	1555	1930		
		D/M	+73,6/44,7 = 1,6	+29,1/35,2 = 0,8	−103,5/39,1 = 2,6		
39	*Albina* 4 × *Virescens* 3 1: *Grün*, 2: *Virescens*, 3: *Albina*	Erw.	236,3	78,8	105	—	420
			239	81	100		
		D/M	+2,7/10,2 = 0,3	+2,2/8,0 = 0,3	−5,0/8,9 = 0,6		
40	*Albina* × *Lutescens* 1 1: *Grün*, 2: *Lutescens*, 3: *Albina*	Erw.	522,6	174,2	232,3		929
			559	163	207		
		D/M	+36,4/15,1 = 2,4	−11,2/11,9 = 1,0	−25,3/13,2 = 1,9		
41	*Albina* 4 × *Zwerg* 1 1: *Grün*, 2: *Zwerg*, 3: *Albina*	Erw.	7459,3	2486,4	3315,3	—	13261
			8297	1803	3161		
		D/M	+837,7/57,1 = 14,7	−683,4/45,0 = 15,2	−154,3/49,9 = 3,1		
44	*Xantha* 1 × *Chlorina*	—	NILSSON-EHLE 1922, S. 197				
45	*Xantha* 1 × *Superchlorina* 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Superchlorina*	Erw.	793,7	264,6	352,8	—	1411
			854	236	321		
		D/M	+60,0/18,6 = 3,2	−28,6/14,7 = 1,9	−31,8/16,3 = 2,0		
46	*Xantha* 1 × *Virescens* 1 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Virescens*	Erw.	3481,9	1160,6	1547,5	—	6190
			3685	1191	1314		
		D/M	+203,1/39,1 = 5,2	+30,4/30,7 = 1,0	−233,5/34,1 = 6,9		

Familienproportionen							Spalt.-Typus	
	Dihybr.	Monohybride 1	Monohybride 2	Konst. grüne	S:me			
Erw.	124,4 116	62,2 68	62,2 68	31,1 28	280	1: *Linearis*-spalt.	9:3:4	N?F
D/M	− 8,4/8,8 = 1,0	+ 5,8/7,0 = 0,8	+ 5,8/7,0 = 0,8	− 3,1/5,3 = 0,6		2: *Albina*-spalt.		
Erw.	93,8 96	46,9 53	46,9 43	23,4 19	211	1: *Xantha*-spalt.	»	NF
D/M	+ 2,2/7,2 = 0,3	+ 6,1/6,0 = 1,0	− 3,9/6,0 = 0,7	− 4,4/4,6 = 1,0		2: *Albina*-spalt.		
Erw.	84,4 176	42,2 5	42,2 9	21,1 0	190	—	»	K
D/M	—	—	—					
Erw.	96,9 78	48,4 56	48,4 49	24,2 35	218	1: *Virescens*-spalt.	»	NF
D/M	− 18,9/7,8 = 2,6	+ 7,6/6,1 = 1,2	+ 0,6/6,1 = 0,1	+ 10,8/4,6 = 2,3		2: *Albina*-spalt.		
—	—	—	—	—	—	—	»	NF
—	—	—	—	—	—		»	NF
Erw.	92,4 87	46,2 40	46,2 53	23,1 28	208	1: *Zwerg*-spalt.	»	ZEF
D/M	− 5,4/7,1 = 0,8	− 6,2/6,0 = 1,0	+ 6,8/6,0 = 1,1	+ 4,9/4,5 = 1,1		2: *Albina*-spalt.		
—	—	—	—	—	—	—	»	NF
Erw.	17,3 20	8,7 8	8,7 5	4,3 6	39	1: *Xantha*-spalt.	»	NF
D/M	—	—	—	—		2: *Superchl.*-spalt.		
Erw.	78,7 71	39,3 41	39,3 42	19,7 23	177	1: *Xantha*-spalt.	»	EF
D/M	− 7,7/6,9 = 1,1	+ 1,7/5,5 = 0,3	+ 2,7/5,5 = 0,5	+ 3,8/4,2 = 0,8		2: *Virescens*-spalt.		

Nr.			Individuenproportionen 1	2	3	4	S:me
		Erw.	8574,8	2858,3	3811		
47	*Xantha* 1 × *Virescens* 3 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Virescens*		9091	2534	3619	—	15244
		D/M	+516,2/61,8 = 8,4	−324,8/48,2 = 6,7	−192,0/53,5 = 3,6		
		Erw.	4246,3	1415,4	1415,4	471,8	
51	*Xantha* 2 × *Chlorina* 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Chlor.*, 4: *Xant.-Chlor.*		4283	1406	1418	442	7549
		D/M	+36,7/48,4 = 0,8	−9,4/33,9 = 0,3	+2,6/33,9 = 0,1	−29,8/21,0 = 1,4	
		Erw.	2730,9	910,3	910,3	303,4	
52	*Xantha* 2 × *Superchlorina* 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Superchlorina*, 4: *Superchlorina-Xantha*		2795	904	857	299	4855
		D/M	+64,1/34,6 = 1,9	−6,8/27,2 = 0,2	−53,8/27,2 = 2,0	−4,4/16,9 = 0,3	
		Erw.	6652,1	2217,4	2956,5		
53	*Xantha* 2 × *Virescens* 1 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Virescens*		6883	2162	2781	—	11826
		D/M	+230,9/53,9 = 4,3	−55,4/42,4 = 1,3	−175,5/47,1 = 3,7		
		Erw.	4614,8	1538,3	2051		
54	*Xantha* 2 × *Virescens* 3 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Virescens*		4735	1491	1978	—	8204
		D/M	+120,2/44,9 = 2,7	−47,3/35,4 = 1,3	−73,0/39,2 = 1,8		
		Erw.	7579,1	2526,4	2526,4	842,1	
56	*Xantha* 2 × *Zwerg* 1 1: *Grün*, 2: *Zwerg*, 3: *Xantha*, 4: *Zwerg-Xantha*		8151	2027	2602	694	13474
		D/M	+571,9/51,6 = 9,9	−499,6/45,3 = 11,0	+75,6/45,8 = 1,7	−148,1/28,1 = 5,3	
		Erw.	2181,9	727,3	727,3	242,4	
57	*Xantha* 2 × *Linearis* 1: *Grün*, 2: *Xantha*, 3: *Linearis*, 4: *Lin.-Xantha*		2220	684	711	264	3879
		D/M	+38,1/30,9 = 1,2	−43,8/24,8 = 1,8	−16,6/24,8 = 0,7	+21,6/15,1 = 1,4	
		Erw.	12871,7	4290,6	5720,8		
58	*Chlorina* × *Virescens* 1 1: *Grün*, 2: *Chlorina*, 3: *Superchlorina*		12786	4454	5643	—	22883
		D/M	−85,7/75,0 = 1,1	+163,4/59,4 = 2,8	−77,8/65,5 = 1,2		
		Erw.	7086,9	2362,3	3149,8		
59	*Chlorina* × *Virescens* 1 1: *Grün*, 2: *Chlorina*, 3: *Virescens*		7243	2479	2877	—	12599
		D/M	+156,1/55,7 = 2,8	+116,7/43,8 = 2,7	−272,8/48,6 = 5,6		

	Familienproportionen						Spalt.-Typus	
	Dihybr.	Monohybride 1	Monohybride 2	Konst. grüne	S:me			
Erw.	95,9 105	48,0 41	48,0 47	24,0 23	216	1: *Xantha*-spalt.	9:3:4	EF
D/M	+9,1/7,8 = 1,2	−7,0/6,1 = 1,2	−1,0/6,1 = 0,2	−1,0/4,6 = 0,2		2: *Virescens*-spalt.		
Erw.	99,6 103	49,8 46	49,8 58	24,9 17	224	1: *Xantha*-spalt.	9:3:3:1	NF
D/M	+3,4/7,4 = 0,5	−3,8/6,2 = 0,6	+8,2/6,2 = 1,2	−7,9/4,7 = 1,7		2: *Chlorina*-spalt.		
Erw.	40 33	20 26	20 25	10 6	90	1: *Xantha*-spalt.	»	NF
D/M	−7,0/4,7 = 1,5	+6,0/3,9 = 1,5	+5,0/3,9 = 1,3	−4,0/3,0 = 1,3		2: *Superchl.*-spalt.		
Erw.	147,1 158	73,6 56	73,6 69	36,8 48	331	1: *Xantha*-spalt.	9:3:4	EF
D/M	+10,9/9,0 = 1,2	−17,6/7,6 = 2,3	−4,6/7,6 = 0,6	+11,2/5,7 = 2,0		2: *Virescens*-spalt.		
Erw.	81,7 82	40,9 41	40,9 46	20,4 15	184	1: *Xantha*-spalt.	»	NF
D/M	+0,3/6,7 = 0,1	+0,1/5,6 = 0,0	+5,1/5,6 = 0,9	−5,4/4,3 = 1,3		2: *Virescens*-spalt.		
Erw.	161,3 167	80,7 69	80,7 82	40,3 45	363	1: *Zwerg*-spalt.	9:3:3:1	ZF
D/M	+5,7/9,5 = 0,6	−11,7/7,9 = 1,4	+1,3/7,9 = 0,2	+4,7/6,0 = 0,8		2: *Xantha*-spalt.		
Erw.	52,9 55	26,4 29	26,4 23	13,2 12	119	1: *Xantha*-spalt.	»	NF
D/M	+2,1/5,4 = 0,4	+2,6/4,5 = 0,6	−3,4/4,5 = 0,8	−1,2/3,4 = 0,4		2: *Linearis*-spalt.		
Erw.	125,3 143	62,7 48	62,7 68	31,3 23	282	1: *Superchl.*-spalt.	9:3:4	NF
D/M	+17,7/8,8 = 2,1	−14,7/7,0 = 2,1	+5,3/7,0 = 0,8	−8,3/5,8 = 1,4		2: *Chlorina*-spalt.		
Erw.	151,5 163	75,8 77	75,8 70	37,9 31	341	1: *Chlorina*-spalt.	»	NF
D/M	+11,5/9,2 = 1,3	+1,2/7,7 = 0,2	+5,8/7,7 = 0,8	−6,9/5,8 = 1,2		2: *Virescens*-spalt.		

Nr.			Individuenproportionen				
			1	2	3	4	S:me
		Erw.	1967,6	655,9	655,9	218,6	
61	*Chlorina* × *Lutescens* 1		2021	646	621	210	3498
	1: *Grün*, 2: *Chlorina*, 3: *Lutesc.*, 4: *Chlor.-Lutesc.*	D/M	+53,1/29,8 = 1,8	−9,9/23,1 = 0,4	−34,9/23,1 = 1,5	−8,6/14,8 = 0,6	
		Erw.	541,1	180,4	180,4	60,1	
62	*Chlorina* × *Zwerg* 1		576	142	188	56	962
	1: *Grün*, 2: *Zwerg*, 3: *Chlor.*, 4: *Superchlorina-Virescens*	D/M	+34,9/15,4 = 1,8	−38,4/12,1 = 3,2	+7,6/12,1 = 0,6	−4,1/7,5 = 0,5	
		Erw.	558,6	186,2	186,2	62,1	
64	*Superchlorina* × *Virescens* 1		566	175	189	63	993
	1: *Grün*, 2: *Superchlorina*, 3: *Virescens*, 4: *Superchlorina-Virescens*	D/M	+7,7/15,6 = 0,5	−11,1/12,3 = 0,9	+2,8/12,3 = 0,2	+0,9/7,6 = 0,1	
		Erw.	8818,3	2939,4	3919,3		
66	*Superchlorina* × *Lutescens* 1		8929	2908	3840	—	15677
	1: *Grün*, 2: *Lutescens*, 3: *Superchlorina*	D/M	+110,7/62,1 = 1,8	−31,4/48,9 = 0,6	−79,3/54,3 = 1,5		
		Erw.	1407,4	469,1	625,5		
68	*Superchlorina* × *Linearis*		1363	525	614	—	2502
	1: *Grün*, 2: *Linearis*, 3: *Superchlorina*	D/M	−40,4/24,8 = 1,6	+55,9/19,5 = 2,9	−11,5/21,7 = 0,5		
		Erw.	5326,3	1775,4	2367,3		
72	*Virescens* 1 × *Linearis*		5299	1846	2324	—	9469
	1: *Grün*, 2: *Linearis*, 3: *Virescens*	D/M	−27,3/48,4 = 0,6	+70,6/38,0 = 1,9	−43,3/42,1 = 1,0		
		Erw.	882	392	294		
76	*Lutescens* 1 × *Zwerg* 1		910	307	351	—	1568
	1: *Grün*, 2: *Zwerg*, 3: *Lutescens*	D/M	+28/19,7 = 1,4	−85/17,2 = 5,0	+57/15,5 = 3,7		

Es ist besonders wichtig, dass die Abgrenzung zwischen Normalen und Mutanten scharf ist, weil dadurch eine Analyse auch in jenen Fällen möglich wird, wo die Mutanten unter einander schwer zu trennen sind, was allerdings nicht häufig vorkommt. Die einzelne speziellen Fälle werden unten bei den Kreuzungen erörtert.

Es gibt dreierlei Typen von Spaltungen, 9 : 3 : 3 : 1, 9 : 7 und 9 : 3 : 4, die je für sich behandelt werden.

Familienproportionen							Spalt.-Typus	
	Dihybr.	Monohybride 1	Monohybride 2	Konst. grüne	S:me			
Erw.	56 52	28 26	28 28	14 20	126	1: *Lutescens*-spalt.	9:3:3:1	NF
D/M	−4,0/5,6 = 0,7	−2,0/4,7 = 0,4	±0	+6,0/3,5 = 1,7		2: *Chlorina*-spalt.		
Erw.	9,3 11	4,7 4	4,7 4	2,3 2	21	1: *Zwerg*-spalt.	»	ZF
—	—	—	—	—		2: *Chlorina*-spalt.		
Erw.	12,4 14	6,2 5	6,2 6	3,1 3	28	1: *Superchl.*-spalt.	»	NF
—	—	—	-	—		2: *Virescens*-spalt.		
Erw.	134,7 141	67,3 63	67,3 77	33,7 22	303	1: *Lutescens*-spalt.	9:3:4	NF
D/M	+6,3/9,7 = 0,6	−4,3/7,2 = 0,6	+9,7/7,2 = 1,3	−11,7/5,6 = 2,1		2: *Superchl.*-spalt.		
Erw.	35,5 38	17,8 9	17,8 28	8,9 5	80	1: *Superchl.*-spalt.	»	NF
D/M	+2,6/4,4 = 0,6	−8,8/3,7 = 2,4	+9,2/3,7 = 2,5	−3,9/2,8 = 1,4		2: *Linearis*-spalt.		
Erw.	95,1 106	47,6 35	47,6 48	23,8 25	214	1: *Virescens*-spalt.	»	NF
D/M	+10,9/7,3 = 1,5	−12,6/6,1 = 2,1	+0,4/6,1 = 0,1	+1,2/4,6 = 0,3		2: *Linearis*-spalt.		
Erw.	37,3 37	18,7 18	18,7 22	9,3 7	84	1: *Zwerg*-spalt.	»	ZF
D/M	−0,3/4,6 = 0,1	−0,7/3,8 = 0,2	+3,3/3,8 = 0,9	−2,3/2,9 = 0,8		2: *Lutescens*-spalt.		

KREUZUNGEN VOM TYPUS 9:3:3:1.

Zu diesem Typus sind folgende Kreuzungen zu rechnen: 51, 52, 56, 57, 61, 62 und 64. Wie aus der Zusammenstellung der Quotientzahlen D/M in Tab. 2 ersichtlich ist, zeigen die meisten Kreuzungen schöne Normalzahlen. Grosse Abweichungen kommen aber in den beiden Kreuzungen mit Zwerg 1 vor; es sind dies Nr. 56 und 62, in

Tab. 1 mit *Z* bezeichnet. Charakteristisch für diese Kreuzungen ist, dass viel zu wenig Zwerge auftreten. Nach meinen früheren Untersuchungen über Bastarden zwischen Normaltypus und Zwerg 1, die ich in einer Abhandlung 1923 veröffentlicht habe (HALLQVIST 1923), ist dies auch zu erwarten. Wie dort gezeigt worden ist, spalten Zwerge

TABELLE 2. *Quotienten D/M für normalspaltende Kreuzungen vom Typus 9 : 3 : 3 : 1.*

Komb. Nr.	Individuenproportionen					Familienproportionen				
	Individ.-Anzahl					Familien-Anzahl				
51	7549	+ 0,8	− 0,3	+ 0,8	− 1,4	224	+ 0,5	− 0,6	+ 1,2	− 1,7
52	4855	+ 1,9	− 0,2	− 2,0	− 0,3	90	− 1,5	+ 1,5	+ 1,3	− 1,3
57	3879	+ 1,2	− 1,8	− 0,7	+ 1,4	119	+ 0,4	+ 0,6	− 0,8	− 0,4
61	3498	+ 1,8	− 0,4	− 1,5	− 0,6	126	− 0,7	− 0,4	± 0,0	+ 1,7
64	993	+ 0,5	− 0,9	+ 0,2	+ 0,1	28	—	—	—	—

immer mit Defizit aus. Ich habe auch nachgewiesen, dass dies am wahrscheinlichsten darauf beruht, dass die Zwerggameten bei der Befruchtung im Verhältnis zu den normalen Gameten in geringerer Anzahl teilnehmen. Diese abnorme Teilnahme scheint nur für die männlichen Gameten zu gelten, da Rückkreuzungen auf normale Frequenz der weiblichen Gameten deuten. Als wahrscheinlichste Erklärung des Gametendefizits habe ich eine Elimination der Zwerggameten angenommen.

Es sei aber hier darauf hingewiesen, dass auch eine Reduplikation der normalen Gameten die Erscheinung erklären könnte. Nach den Spaltungszahlen beteiligen sich an der Befruchtung 28 % weniger männliche Zwerggameten als normale, d. h. wir haben eine Gametenproportion von 64 normalen : 36 Zwerggameten, was ja sehr nahe einer einfachen Reduplikation von 66,6 : 33,3 liegt. Vorläufig kann zwischen diesen beiden Alternativen nicht entschieden werden.

Für die Behandlung der vorliegenden Kreuzungen ist dies aber ohne Belang, doch muss bei der Beurteilung der Spaltungsresultate auf das festgestellte Defizit an Zwerggameten Rücksicht genommen werden. Wenn die erwarteten Zahlen für die abnorme Zwerggametenzahl korrigiert werden (vgl. Schema 2), ergibt sich, dass bei einer 9 : 3 : 3 : 1-Spaltung folgende Individuenproportionen zu erwarten sind:

61,5 % : 13,5 % : 20,5 % : 4,5 %.

Bei der Kreuzung 56, *Xantha* 2 × Zwerg 1, wo im ganzen 13474 Individuen untersucht worden sind, hat man demnach

zu erwarten 8286,5 : 1819,0 : 2762,2 : 606,3

gefunden 8151 : 2027 : 2602 : 694

D/M — 135,5/56,5 = 2,4, + 208/39,7 = 5,2, — 160/46,9 = 3,4, + 87,7/24,1 = 3,6.

SCHEMA 2.

	32	18	32	18
25	800	450	800	450
25	800	450	800	450
25	800	450	800	450
25	800	450	800	450

Es ist also durch die Korrektion eine bedeutend bessere Übereinstimmung zwischen erwarteten und gefundenen Zahlen erreicht worden, denn mit unkorrigierten Erwartungszahlen erhalten die Quotienten folgende Werte + 9,9, — 11,0, + 1,7, — 5,3. Die Korrektion scheint aber zu weit geführt zu haben, da man jetzt einen Überschuss an Zwergen, bis zum fünffachen mittleren Fehler erhält. Es kann also bezweifelt werden, ob in diesem Falle eine so kräftige Verschiebung der Zwerggametenzahl, wie 28 %, stattgefunden hat. Wenn man auf Grund der Spaltungszahl der in derselben F_3-Generation aufgezogenen einfach zwergspaltenden Familien die Gametenproportionen berechnet, findet man für die Zwerggameten in der Tat eine Verringerung auf nur 24,5 %. Wird auf Grund dieser Zahl ein Vergleich angestellt, so erhält man die Quotienten — 0,8, + 2,9, — 2,8, + 2,4, was allerdings noch viel besser ist. Die beste Satisfaktion der gefundenen Zahlen erhält man aber bei einer Annahme von nur 20 % Defizit an Zwerggameten:

Erwartet 8084,4 : 2021,1 : 2694,8 : 673,7

Gefunden 8151 : 2027 : 2602 : 694

D/M + 66,6/56,9 = 1,2, + 5,9/41,5 = 0,1, — 92,8/46,4 = 2,0, + 21,3/25,3 = 0,8.

Dieses offenbar beträchtliche Schwanken der Verringerung der Zwerggametenzahl (28 % — 20 %) scheint mir gegen eine Reduplikation zu sprechen. Auf diese Frage kann aber vorläufig nicht eingegangen werden; jetzt ist es die Hauptsache, dass bei Korrigierung für die Komplikation in der Spaltung des Zwergfaktors die vorliegende Kreuzung offenbar normale Spaltung mit freier Kombination zeigt. Hierfür spricht auch die Familienproportion in F_3. Es wurden gefunden:

167 dihybride : 69 zwergspaltende : 82 *Xantha*-spaltende : 45 konstant grüne Familien

bei 20 % Defizit der Zwerggameten zu erwarten: 151,3 : 75,6 : 90,8 : 45,4

D/M = + 15,7/9,4 = 1,6, — 6,6/7,7 = 0,9, — 8,8/8,3 = 1,1, — 0,4/6,3 = 0,1.

In ganz derselben Weise verhält sich die Kombination Nr. 62 *Chlorina* × Zwerg 1. Infolge der relativ kleinen Individuenzahl, 962 (vgl. Tab. 1), wird die Abnormität der Spaltungszahl weniger auffällig. Eine Korrektion in oben erwähnten Sinne, bei 28 % Zwerggametendefizit, macht jedoch die Übereinstimmung viel besser.

Erwartet 591,6 : 129,9 : 197,2 : 43,3

Gefunden 576 : 142 : 188 : 56

D/M — 15,6/15,1 = 1,0, + 12,1/10,6 = 1,1, — 9,2/12,5 = 0,7, + 12,7/6,4 = 2,0.

Die Spaltung ist also im übrigen als normal und freikombinierend anzusehen.

KREUZUNGEN VOM TYPUS 9:7.

(NR. 1, 2, 13, 24.)

Die Kombinationen *Albina* 1 × *Albina* 2, *Albina* 1 × *Albina* 3, *Albina* 2 × *Albina* 3 sind von Nilsson-Ehle (1922) untersucht und zeigen alle gute 9 : 7-Spaltung. Ganz anders verhält sich die Kombination *Albina* 3 × *Albina* 4 (Nr. 24). Die dihybride Spaltungszahl 12543 grün : 12336 weiss stimmt mit dem erwarteten Verhältnis 13994,5 : 10884,6 gar nicht überein. Die Abweichung 1451,5 ist 18,6 Mal grösser als der mittlere Fehler 78,2. Wie für eine Faktoren-Koppelung vom Repulsionstypus zu erwarten ist, kommen die weissen in viel zu grosser Anzahl vor. Dass diese Komplikation hier vorliegt wurde sofort von den Familienproportionen in F_3 bestätigt. Es wurden gefunden: 143

Familien vom dihybriden »9 : 7»-Typus, 46 vom monohybriden 3 : 1-Typus und bei der ziemlich grossen Totalanzahl von 190 nur eine einzige konstant grüne Familie, was sehr stark von der normalen Familienverteilung bei freier Kombination der Faktoren abweicht (Erw. 84,4 : 84,4 : 21,1), aber sehr gut einer ziemlich starken Koppelung entspricht. Wie später gezeigt wird, stimmt dieser Befund auch gut mit den Kreuzungsresultaten mit anderen Faktoren überein (bzw. *Albina* 3 und *Chlorina*). In bezug auf die Stärke der Koppelung sei erwähnt, dass die Spaltungszahlen sehr gut damit übereinstimmen, was man bei 12,5 % umkombinierten Gameten, also bei einer Gametenteilnahme von 1 : 7 : 7 : 1 zu erwarten hat.

Bei diesem Koppelungsgrad ist zu
erwarten 12540 grün : 12339 weiss
gefunden 12543 » : 12336 »

und betreffs der Familienproportionen ist zu
erwarten 1,5 konst. gr. : 44,2 monohybr. : 144,3 dihybr.
gefunden 1 » » : 46 » : 143 » .

Die gefundenen und erwarteten Resultate stimmen also sehr gut überein und es dürfte wohl am wahrscheinlichsten sein, dass die betreffenden Faktoren zu etwa 12,5 % ausgetauscht werden. Dabei ist aber zu beachten, dass diese Zahl ziemlich unsicher ist. Die Berechnung des Koppelungsgrades auf Grund von Individuenproportionszahlen ist ja bei Repulsion im allgemeinen unsicher und ganz besonders ist dies bei Spaltungen vom Typus 9 : 7 der Fall, wo die stark ausschlaggebende doppeltrezessive Gruppe nicht unterschieden werden kann. Da die Rezessiven nicht über das Keimlingsstadium hinaus lebensfähig sind, ist eine Rückkreuzung ausgeschlossen, weshalb der Koppelungsgrad nur durch umfangreiche F_2- und F_3-Analysen ermittelt werden kann. Besonders geeignet für solche Untersuchungen sind die F_3-Analysen. Im vorliegenden Falle wurde die Sicherheit der ermittelten Koppelungszahl auf Grund der in F_3 erhaltenen Familienproportionen geprüft. Hierbei hat sich herausgestellt, dass die Differenzen zwischen erwarteten und gefundenen Zahlen erst bei Austauschgraden von etwa 20 % auf der einen Seite und 8,5 % auf der anderen Seite das Dreifache der mittleren Fehler übersteigen. Diesen Prozentzahlen entsprechen die Gametenproportionen 1 : 4 : 4 : 1 bzw. 1 : 11 : 11 : 1.

KREUZUNGEN VOM TYPUS 9:3:4.

Nach diesem Typus spalten alle Kombinationen, in denen die *Albina*-mutanten mit anderen Typen gekreuzt wurden. Die Farben-

reduktion hat nämlich schon in den *Albina*typen ihre äusserste Grenze erreicht, sodass das Hinzufügen noch eines reduzierenden Faktors keinen Effekt haben kann. Die Doppeltrezessiven und Albinos sind daher nicht zu unterscheiden. In den Kombinationen zwischen *Albina*-Typen und den beiden Zwerg-Typen, Zwerg 1 und *Linearis*, von denen der *Linearis* nur auf Form und Grösse der Pflanzen aber nicht auf die Chlorophyllfarbe einwirkt, ist auch keine sichere Gruppierung der Doppeltrezessiven möglich, und zwar deshalb weil die *Albina*typen auch als Zwergtypen zu betrachten sind. Sie werden nämlich alle schmäler als die normalen und nähern sich in dieser Hinsicht besonders dem *Linearis*-Typus. Auch hinsichtlich gewisser anderer Kombinationen mit den Zwergtypen ist das Klassifizieren der Doppeltrezessiven etwas unsicher, weshalb auch diese Kreuzungen am besten als 9 : 3 : 4-Typen behandelt werden. Zu diesem Typus wurden auch die Kombinationen 44, 45, 46, 47, 53, 54, 58, 59, 66 und 76 gerechnet, also hauptsächlich Kreuzungen zwischen dem *Xantha*-Typus und anderen Mutanten (ausschl. der schon behandelten *Albina*-Typen). In diesen Kombinationen kann man zwar bei geeigneten Versuchsbedingungen die Doppeltrezessiven erkennen, doch habe ich, um meine Versuche in möglichst grossem Umfange ausführen zu können, in den meisten Fällen darauf verzichten müssen.

Nach dem 9 : 3 : 4-Typus spalten also folgende Kombinationen: 5, 6, 15, 16, 17, 25—29, 31—33, 35, 36, 38—41, 44—47, 53, 54, 58, 59, 66, 68, 72, und 76, insgesamt 31. Von diesen sind 5, 6, 15, 16, 17 und 44 schon von NILSSON-EHLE untersucht. Bei einem Betrachten der Spaltungszahlen fällt sofort auf, dass viele und weitgehende Störungen der Spaltung vorliegen. Nur etwa die Hälfte der Kombinationen zeigen annähernd normale Spaltung. In Tab. 3 sind die totalen Individuen- bzw. Familienzahlen dieser Kreuzungen sowie auch die Quotienten D/M zusammengestellt. Obwohl die meisten je für sich ziemlich normal sind, ist es doch auffallend, dass die Abweichungen viel zu oft den einfachen mittleren Fehler überschreiten. Besonders ist dies bei den Individuenproportionszahlen der Fall und meistens ist ein Defizit an Rezessiven und ein Überschuss in der grünen Gruppe zu verzeichnen. Es scheint also schon bei den als normal zu betrachtenden Kreuzungen sich eine gewisse Tendenz zu einer Verschiebung der Zahlen zu Gunsten der Dominanten erkennbar zu machen.

Für einige Kreuzungen ist auch zweifelsohne zu erwarten, dass die Abweichungen bei umfangreicheren Material so gross werden, dass man mit Komplikationen irgend einer Art rechnen muss. Die grössten

TABELLE 3. *Quotienten D/M für normalspaltende Kreuzungen vom Typus 9 : 3 : 4.*

Komb. Nr.	Individuenproportionen				Familienproportionen				
	Individ.-Anzahl				Familien-Anzahl				
5	555	+ 0,7	— 0,4	— 0,4	132	— 0,1	+ 0,1	+ 0,4	— 0,5
6	1028	— 0,5	+ 1,0	— 0,3	1082	+ 0,7	+ 0,4	+ 0,3	— 1,1
15	58	—	—	—	637	+ 0,9	— 0,2	— 0,4	— 0,4
16	677	— 1,4	+ 2,1	— 0,3	153	+ 0,2	— 1,0	± 0,0	+ 1,0
17	1987	+ 1,1	— 0,5	— 0,8	2909	+ 2,5	— 1,8	— 0,6	— 0,8
25	538	— 0,5	+ 1,2	— 0,6		Nicht untersucht			
29	14920	+ 1,2	— 1,7	+ 0,1	211	+ 1,3	— 0,1	+ 0,4	— 2,3
31	1976	± 0,0	+ 0,7	— 0,6	84	+ 0,4	+ 0,3	— 0,4	— 0,4
35	9604	+ 1,9	— 1,4	— 0,9	211	+ 0,3	+ 1,0	— 0,7	— 1,0
38	8134	+ 1,6	+ 0,8	— 2,6	218	— 2,6	+ 1,2	+ 0,1	+ 2,3
39	420	+ 0,3	+ 0,3	— 0,6		Nicht untersucht			
40	929	+ 2,4	— 1,0	— 1,9		»	»		
44	265	+ 2,7	— 2,3	— 1,0	752	— 0,4	+ 0,1	+ 0,8	— 0,7
45	1411	+ 3,2	— 1,9	— 2,0	39	—	—	—	—
54	8204	+ 2,7	— 1,3	— 1,8	184	+ 0,1	± 0,0	+ 0,9	— 1,3
58	22883	— 1,1	+ 2,8	— 1,2	282	+ 2,1	— 2,1	+ 0,8	— 1,4
66	15677	+ 1,8	— 0,6	— 1,5	303	+ 0,6	— 0,6	+ 1,3	— 2,1
68	2502	— 1,6	+ 2,9	— 0,5	80	+ 0,6	— 2,4	+ 2,5	— 1,4
72	9469	— 0,6	+ 1,9	— 1,0	214	+ 1,5	— 2,1	+ 0,1	+ 0,3

Abweichungen kommen bei den Kombinationen 40, 45, 54, 58 und 68 vor. Bei den Nr. 58 und 68 gehen die Abweichungen der Individuenportionen in die Richtung gegen Repulsionskoppelung. Einer solchen Annahme widersprechen aber vollständig die Familienproportionen, weshalb diese Spaltungen als normal aber als zufällig — bei Nr. 68 ohne Zweifel infolge falscher Klassifizierung von *Linearis* — stark abweichend zu betrachten sind. Die Nr. 40, 45 und 54 tendieren gegen den unten behandelten Typus *E*. Ob sie auch zu dieser Gruppe zu rechnen sind, muss aber dahingestellt bleiben.

Von den stark abnormen Spaltungen bei denen der Quotient D/M sehr grosse Werte erreicht, ist Nr. 33 schon Seite 230 behandelt worden; die übrigen lassen sich hauptsächlich auf drei verschiedene Kategorien verteilen. Erstens die Kreuzungen mit Zwerg 1, Nr. 32, 41 und 76, in denen der Zwergtypus in zu geringer Anzahl vorkommt; diese Kategorie wird mit *Z* bezeichnet. Die Abweichungen vom Normaltypus der übrigen zwei Kategorien lassen sich am besten in folgender Weise

veranschaulichen: die eine 9 +, 3 ±, 4 — und die andere 9 —, 3 +, 4 ±. Die erste dieser Kategorien hat also einen Überschuss an Grünen (9 +), ein Defizit in der Gruppe wo Doppeltrezessive und Einfachrezessive vereinigt sind (4 —) und normale Zahlen in der Gruppe nur Einfachrezessiver (3 ±). Diese wird mit dem Buchstaben *E* bezeichnet. Die zweite der fraglichen Kategorien verhält sich gerade umgekehrt, hat ein Defizit an Grünen (9 —), einen Überschuss in der einfachrezessiven Gruppe (3 +) und ungestörte Zahl in der zusammengesetzten Gruppe (4 ±) und wird mit *K* bezeichnet.

Die Abnormität der Zwergspaltung ist schon oben näher erörtert worden. Wenn bei 9 : 3 : 4-Spaltung die erwarteten Zahlen in entsprechender Weise korrigiert werden (vgl. Schema), ergibt sich, dass man bei 28 % Zwerggametendefizit folgende Individuenproportionen zu erwarten hat; entweder 61,5 % : 13,5 % : 25 % oder 61,5 % : 20,5 % : 18 %. Die erstgenannten Frequenszahlen sind in den Kreuzungen 32 und 41 zu erwarten, wo die Doppeltrezessiven nicht oder nur schwer von *Albina* zu unterscheiden sind. Die zweiten kommen in der Kombination Nr. 76 vor, wo die Doppeltrezessiven mit den Zwergen zusammengerechnet sind. Bei der Kreuzung Nr. 32, *Albina* 3 × Zwerg 1, mit einer totalen Individuenzahl von 9145, sind nach Korrektur folgende Proportion zu

erwarten 5624,2 : 1234,6 : 2286,3
gefunden 5822 : 1228 : 2095
D/M + 197,8/44,9 = 4,4, — 6,6/32,7 = 0,2, — 191,3/41,4 = 4,6

und für die Kreuzung 41, *Albina* 4 × Zwerg 1:

erwartet 8155,5 : 1790,2 : 3315,3
gefunden 8297 : 1803 : 3161
D/M + 141,5/56,1 = 2,5, + 12,8/39,4 = 0,3, — 154,3/49,9 = 3,1.

Bei unkorrigierten Erwartungszahlen erhält man für die Quotienten D/M (Tab. 1)

für die Kombin. 32: + 14,3, — 13,0, — 4,6
» » » 41: + 14,7, — 15,2, — 3,1

Hinsichtlich der Familienproportionen gibt eine Korrektur folgende Resultate:

Kombination 32

erwartet 198,8 dihybr. : 99,4 Zw.-sp. : 127,2 *Alb.*-sp. : 63,6 konst. gr. Familien
gefunden 213 : 98 : 118 : 60
D/M + 14,8/10,9 = 1,3, —1,4/8,9 = 0,2, — 9,2/9,7 = 1,0, —3,6/7,4 = 0,5.

Kombination 41

erwartet $84{,}_6 : 42{,}_3 : 54{,}_1 : 27{,}_1$
gefunden 87 : 40 : 53 : 28
D/M $+ 2{,}_4/7{,}_1 = 0{,}_3$, $- 2{,}_3/5{,}_8 = 0{,}_4$, $- 1{,}_1/6{,}_3 = 0{,}_2$, $+ 0{,}_9/4{,}_9 = 0{,}_2$.

Bei unkorrigierten Erwartungszahlen sind die Quotienten D/M Tab. 1:

Kombination 32: $- 0{,}_4$ $- 1{,}_2$ $+ 1{,}_0$ $+ 0{,}_9$
Kombination 41: $- 0{,}_8$ $- 1{,}_0$ $+ 1{,}_1$ $+ 1{,}_1$.

Die Korrektion bringt also die Zwergfrequenzen in sehr gute Übereinstimmung mit der Erwartung (3 $\pm$), die Frequenzen der beiden übrigen Gruppen sind dagegen noch ziemlich stark abnorm und zwar in beiden Fällen für die grünen Gruppen zu gross (9 +), für die zusammengesetzten Gruppen zu klein (4 —). Die Spaltungen zeigen also neben der Zwergkomplikation auch die Komplikation vom Typus *E*, weshalb sie später nochmals behandelt werden. Bei der Kombination 76 ist nach Korrektion

zu erwarten $964{,}_2$ grün : $282{,}_2$ Zwerg : $321{,}_4$ *Lutescens*
gefunden wurde 910 : 307 : 351
D/M $- 54{,}_2/19{,}_7 = 2{,}_8$, $+ 24{,}_8/15{,}_2 = 1{,}_6$, $+ 29{,}_6/16{,}_0 = 1{,}_9$.

Nach der Korrektion stimmen also gefundene und erwartete Zahlen viel besser überein (vgl. Tab. 1) und die Spaltung zeigt freie Kombination der Faktoren, was auch von den Familienproportionen bestätigt wird.

Ich gehe jetzt zu der Komplikation vom Typus *K* über. Hier ist die grüne Gruppe stark dezimiert (9 —), die zweite ausschliesslich einfachrezessive Gruppe ist zu gross (3 +) und die zusammengesetzte Gruppe typisch unbeeinflusst (4 $\pm$). Am reinsten wird dieser Komplikationstypus durch Komb. 36, *Albina* 4 × *Chlorina* repräsentiert. Die Quotienten D/M sind für diese Kombination $- 11{,}_3$, $+ 12{,}_3$, $+ 1{,}_9$, die totale Individuenanzahl beträgt 17312. Eine Verschiebung der Spaltungszahlen in dieser Richtung ist für eine Koppelung vom Repulsionstypus charakteristisch. Ein Blick auf die Familienproportionen bestätigt auch, dass diese Komplikation vorliegt:

gefunden 176 dihybr. : 5 *Chlorinasp.* : 9 *Albinasp.* : 0 konst. grüne Familien
zu erwarten $84{,}_4 : 42{,}_2 : 42{,}_2 : 21{,}_1$.

Auch bei Kombin. 27 ist Koppelung vorhanden. Hier sind die Quotienten D/M für die Individuenproportionen: $- 6{,}_8$, $+ 15{,}_4$, $- 6{,}_1$, und die gefundenen Familienproportionen sind:

49 : 9 : 9 : 1
erwartet $30{,}_2 : 15{,}_1 : 15{,}_1 : 7{,}_6$.

Dieselbe Kombination ist von NILSSON-EHLE untersucht worden (1922, S. 194) der auch Koppelung gefunden hat.

Bei der Individuenproportionszahl in dieser Kreuzung fällt aber auf, dass auch die dritte Gruppe abnorm ist. Die Albinos zeigen ein höchst beträchtliches Defizit, für D/M wird — 6,1 erhalten. Diese Abweichung kann nicht durch die Koppelung verursacht werden, weil — wie man sich auf einem Schachbrettschema leicht überzeugen kann — die 4-Gruppe bei 9 : 3 : 4-Spaltung trotz Koppelung immer ein Viertel der gesamten Individuenanzahl beträgt.

Dieses Defizit der Albinosgruppe entspricht einem Überschuss der fast ausschliesslich auf der grünen Gruppe fällt, wie aus folgender Erwägerung ersichtlich ist.

Wenn auf Basis der Familienproportionen der Koppelungsgrad bestimmt wird, so ergibt sich, dass ein Faktorenaustausch in 10,2 % der Gameten stattgefunden hat. Bei dieser Berechnung sind auch die von NILSSON-EHLE erhaltenen Zahlen verwendet.

Wenn die Individuenproportionen, die bei diesem Koppelungsgrad zu erwarten sind, berechnet werden, erhält man folgendes Resultat:

Erwartet 4146 grün : 2042 *Chlorina* : 2062 *Albina*

Gefunden 4336 » : 2093 » : 1821 »

D/M + 190/45,4 = 4,2, + 51,0/39,2 = 1,3, — 241,0/39,3 = 6,1.

Es zeigt sich demnach, dass diese Spaltung auch zum Typus *E* gehört (9 +, 3 ±, 4 —), weshalb später auf diese Kombination zurückgekommen werden wird.

Die Abweichungen bei den mit *K* bezeichneten Kombinationen 27 und 36 beruhen also auf Koppelung, bei Nr. 27 sind sie aber ausserdem noch mit einer anderen Komplikation kombiniert. Die Koppelungsgrade werden unten näher besprochen.

KOMPLIKATIONEN VOM TYPUS E.

Wie schon mehrmals erwähnt worden ist, bestehen die Abweichungen bei diesem Typus darin, dass die grüne Gruppe einen Überschuss aufweist, die zusammengesetzte dritte Gruppe ein entsprechendes Defizit, wogegen die einfachrezessive Zwischengruppe normal ist (9 +, 3 ±, 4 —). Von schon behandelten Kombinationen gehören hierher Nr. 27, 32 und 41. Erstere zeigt auch Koppelung, Nr. 32 und 41 ausserdem Zwergkomplikation. Dazu kommen aber noch die Kombinationen Nr. 26, 28, 46 und 53. In Tabelle 4 sind die Quotienten D/M für die betreffenden Kreuzungen zusammengestellt. Die Quotienten der Kreu-

zungen Nr. 27, 32 und 41 beziehen sich auf Erwartungszahlen, die für Koppelung bezw. Zwergkomplikation korrigiert sind. Es geht aus der Tabelle deutlich hervor, dass die Abweichungen von der oben erwähnten Art sind. Die Prozentzahlen in Kol. 6 sind in folgender Weise ermittelt: Es ist der Überschuss an Grünen und das Defizit in der letzten Gruppe in Prozent auf der totalen Individuenanzahl je für sich ausgerechnet worden und dann das Mittel dieser beiden Werte bestimmt worden.

TABELLE 4. *Quotienten D/M für Kreuzungen vom Typus E.*

Komb. Nr.	Individuenproportionen					Familienproportionen				
	Individ.-Anzahl				% [1]	Familien-Anzahl				
26	5899	+ 3,6	— 0,3	— 3,9	2,27	148	— 0,4	+ 1,0	+ 0,6	— 1,5
27	8250	+ 4,2	+ 1,3	— 6,1	2,61	68	—	—	—	—
28	7525	+ 3,9	— 0,1	— 4,4	2,23	167	— 2,0	— 0,0	+ 1,5	+ 1,1
32	9145	+ 4,4	— 0,2	— 4,6	1,82	489	+ 1,3	— 0,2	— 1,0	— 0,5
41	13261	+ 2,5	+ 0,3	— 3,1	1,12	208	+ 0,3	— 0,4	— 0,2	+ 0,2
46	6190	+ 5,2	+ 1,0	— 6,9	3,53	177	— 1,1	+ 0,3	+ 0,5	+ 0,8
53	11826	+ 4,3	— 1,3	— 3,7	1,72	331	+ 1,2	— 2,3	— 0,6	+ 2,0

[1] Vgl. Text.

Wie sind nun Abweichungen dieser Art am wahrscheinlichsten zu erklären? Bei dem grossen Defizit in der Gruppe zu der die Doppeltrezessiven gehören, liegt es am nächsten an Zygotenelimination infolge herabgesetzter Vitalität der doppeltrezessiven Zygoten zu denken. Wie schon erwähnt, werden die Pflanzen schon als junge Keimlinge beurteilt, sodass überhaupt alle aus dem Korn sich entwickelnden Pflanzen mitgerechnet werden. Es kann daher keine Zygotenelimination *nach* der Keimung in Frage kommen. Die Elimination der Zygoten könnte aber schon *vor* der Keimung stattfinden. Dies würde in herabgesetzter Keimfähigkeit oder, wenn die Elimination sehr früh einsetzt, in grosser Lückenhaftigkeit der doppeltheterozygotischen Ähren zum Ausdruck kommen. Es wurde daher die Anzahl nicht gekeimter Körner und Lücken sowohl bei dihybrid spaltenden wie auch bei den monohybriden und konstant grünen Pflanzen bestimmt. Das Resultat zeigt Tabelle 5. An den Kombinationen 26 und 27 wurde die Lückenhaftigkeit der Ähren nicht und an Komb. 32 nur an einem geringeren Teil des Materials ermittelt.

In Komb. 32 ist der Gehalt an ungekeimten Körnern und an

TABELLE 5. *Nichtgekeimte Körner und Lückenhaftigkeit bei Kombinationen vom Typus E.*

Komb. Nr.	Nichtgekeimte Körner %		Lückenhaftigkeit der Ähren %	
	Dihybr.	Monohybr. und Konst. gr.	Dihybr.	Monohybr. und Konst. gr.
26	3,7	2,4	—	—
27	7,0	6,9	—	—
28	2,2	2,6	1,5	1,7
32	6,6	2,2	5,2	1,7
41	3,4	3,1	4,2	4,4
46	5,2	3,8	5,1	4,5
53	6,4	5,6	3,8	2,5

Lückenhaftigkeit bei den dihybriden erheblich grösser als bei den monohybriden und konstant grünen Pflanzen. In den Kombinationen 26, 46 und 53 ist eine ähnliche aber nicht so starke Differenz vorhanden, während Nr. 27, 28 und 41 für die dihybriden Pflanzen beinahe das gleiche Resultat ergeben wie für die monohybriden. Die Untersuchung über Keimung und Lückenhaftigkeit scheint also die Annahme einer Zygotenelimination für die Kombinationen Nr. 26, 32, 46 und 53 zu stützen, für die Nr. 27, 28 und 41 dagegen nicht.

Um die Abweichungen bei den letzteren Kombinationen zu erklären, muss man also eine andere Komplikation heranziehen. Es liegt dann am nächsten an eine Elimination von doppeltrezessiven Gameten zu denken, die auch eine Abweichung in der gefundenen Richtung verursachen muss. Es frägt sich aber ob nicht in allen oben behandelten Fällen Gametenelimination mitgewirkt hat und zwar aus folgenden Gründen.

Bei Zygotenelimination wird nur die doppeltrezessive Gruppe dezimiert. Als Folge davon erhöht sich sowohl die relative Anzahl der grünen wie auch die beiden einfachrezessiven Gruppen. Bei Gametenelimination wird dagegen nur die grüne Gruppe relativ vergrössert, während sowohl die einfach- wie die doppeltrezessive Gruppe relativ vermindert wird. Unten ist die prozentuelle Individuenfrequenz bei 1. normaler Spaltung, 2. Elimination der Hälfte der doppeltrezessiven Individuen und 3. Elimination der Hälfte der doppeltrezessiven Gameten als Beispiel zusammengestellt.

1. 56,25 : 18,75 : 18,75 : 6,25 %
2. 58,1 : 19,4 : 19,4 : 3,1 %
3. 65,3 : 16,3 : 16,3 : 2,0 %

In den vorliegenden Fällen wurde nur in der grünen Gruppe eine Steigerung der relativen Frequenz gefunden, während die einfachrezessive Gruppe unverändert war. Es ist offenbar, dass beim Zusammenwirken der beiden oben angeführten Erscheinungen gerade solche Individuenproportionen resultieren müssen, wie wir sie bei den hier behandelten Kreuzungen gefunden haben (9 +, 3 ±, 4 —).

Es ist nicht leicht zwischen den beiden Spezialfällen zu unterscheiden — oben wurde dies mit Verwendung der Keimfähigkeit und Lückenhaftigkeit versucht —, besonders weil eine Elimination von weiblichen Gameten auch zu erhöhter Lückenhaftigkeit der Ähren führen muss. Ich beschränke mich daher jetzt auf die Feststellung, dass die zuletzt behandelten Abweichungen sich durch die Annahme einer kombinierten Elimination von doppeltrezessiven Zygoten und Gameten erklären lassen. Leider werden die Familienproportionen durch die fraglichen Komplikationen nur wenig verschoben, so dass sie bei mässiger Familienanzahl schwer zu konstatieren sind. In der Tat sind auch die gefundenen Familienproportionen normal (vgl. Tabelle 4).

Die Kreuzung Nr. 47 ist oben nicht erörtert obgleich ihre Spaltungszahl nach derselben Richtung hin abweicht und zwar deshalb weil hier auch die mittlere Individuengruppe ein sehr starkes Defizit zeigt. Wie sich eben herausgestellt hat, ist eine derartige Abweichung bei reiner Gametenelimination ohne Kombination mit Zygotenelimination zu erwarten. Die Prozentzahlen für nicht gekeimte Körner und Lückenhaftigkeit der Ähren sind auch in diesem Falle für alle Mutterpflanzen gleich. Es wurde gefunden: für dihybride Pflanzen 5,0 % Lücken in den Ähren und 1,4 % nicht gekeimte Körner, für monohybride und konstant grüne Pflanzen 4,8 resp. 1,4 %; es scheinen also keine Zygoten weggefallen zu sein. Aus den letztgenannten Zahlen folgt aber auch, dass wenn reine Gametenelimination, wie allen Anschein nach anzunehmen ist, vorliegt, so würde diese sich wegen des erwähnten Resultates für die Lückenhaftigkeit der Ähren nur auf männliche Gameten beziehen. Die Kreuzung 47 ist also auch zum Typus *E* zu rechnen.

Bei der weitgehenden Übereinstimmung der Spaltungszahlen der letztgenannten Kreuzungen ist kaum zu bezweifeln, dass sie wirklich eine natürliche Gruppe bilden, deren Abweichungen von normaler Spaltung auf gemeinsame Ursachen zurückzuführen ist. Es scheint mir auch, dass die aufgefundenen Tatsachen derart am besten erklärt wer-

den. Die Elimination von rezessiven Zygoten und Gameten ist ja von vornherein recht plausibel und es steht mit mehrmals konstatierten Tatsachen in guter Übereinstimmung, dass eine Anhäufung von rezessiven Anlagen eine herabgesetzte Vitalität mit sich bringen soll, die nicht nur an den Zygoten sondern auch an den Gameten wahrnehmbar ist.

In seinem Sammelreferat über Lethalfaktoren macht MOHR (1926) auf die fragliche Komplikation aufmerksam und zieht als Beispiel polymere Faktoren für Chlorophylldefekte heran. Die hier behandelten Kreuzungen liefern neue Beispiele derselben Art, die Faktoren sind aber hier nicht polymer.

Wir haben es also mit einer Lethalität zu tun, die nicht auf einen einzelnen Faktor beruht, sondern synthetisch durch das Zusammenwirken zweier Faktoren hervorgerufen wird.

Diese Faktoren sind zwar je für sich in dem Sinne lethal dass die Pflanzen infolge des Chlorophyllmangels als Keimlinge sterben, sie sind aber nur sublethal indem die Keimlinge, bis die Nahrungsreserve des Endosperms erschöpft ist, völlig vital sind. Die gesamte Lethalitätserscheinung in diesen Fällen lässt sich also in zwei Stufen zergliedern: eine totale Sublethalität der einzelnen Faktoren und eine partielle synthetische Lethalität. In den Kreuzungen 32 und 41, wo der Zwergfaktor beteiligt ist, ist die Lethalität sogar dreifach abgestuft.

Es ist aber auffallend, dass die synthetische Lethalität keine kontinuierliche und für alle Faktorskombinationen geltende Erscheinung ist. Sie ist im Gegenteil bei den meisten Kombinationen sehr wenig oder gar nicht bemerkbar, so in allen Kreuzungen, die in Tab. 1 mit *E* nicht bezeichnet sind, im ganzen 34 von 42. Nur acht Kombinationen zeigen diese Lethalität in besonders hohem Grade und sind in dieser Hinsicht von anderen scharf unterschieden.

Wie die Erscheinung sich auf die Kombinationen verteilt, kann im Schema 1 Seite 231 leicht überblickt werden; dort sind die *E*-Kombinationen fett umrahmt. Besonders oft scheinen die Kombinationen mit *Albina* 3 die in Rede stehende Lethalität zu zeigen, doch kommt sie auch in anderen vor und eine Verallgemeinerung ist noch undurchführbar. In bezug auf die Intensität der Lethalität sei auf Tab. 4, Kol. 6 verwiesen; dort ist der prozentische Überschuss resp. das Defizit der beiden stark abweichenden Gruppen angegeben. Es fällt auf, dass die Abweichungen etwa von derselben Grösse bei den verschiedenen Kombinationen sind.

Es erübrigt jetzt nur noch eine stark abnorme Kreuzung, nämlich Nr. 59, zu besprechen. Hierbei handelt es sich offenbar um einen Fall

unscharfer Abgrenzung zwischen Mutanten. Die *Chlorina*- und *Virescens*-Typen sind mitunter ziemlich schwer von einander zu unterscheiden, weshalb diese Kreuzung am richtigsten als 9 : 7-Typus zu behandeln sein dürfte. Diesfalls erhält man hinreichende Übereinstimmung der Zahlen, wenn sie auch nicht besonders gut ist.

Nun sind sämtliche Kreuzungen besprochen. Es hat sich gezeigt, dass neben den für die Hauptaufgabe dieser Untersuchung wichtigsten Komplikationen, den Koppelungen, auch andere von wahrscheinlich eliminatorischer Art vorkommen. Die durch den Eliminationsprozess hervorgerufenen Spaltungstypen sind von den Koppelungsspaltungen leicht zu unterscheiden, vor allem durch die Familienproportionszahlen, und sogar kombinierte Fälle sind leicht festzustellen. Die Berechnung des Koppelungsgrades muss aber in kombinierten Fällen immer nur auf Grund der Familienproportionen erfolgen. Die Individuenproportionen können in solchen Fällen nicht dazu verwendet werden. Die Koppelungsanalysen sind demnach durch die Eliminationen keineswegs unmöglich, sondern nur vielleicht etwas umständlicher geworden.

Eine Koppelung wurde in drei Fällen festgestellt. Der eine Fall (Nr. 27, *Albina* 3 × *Chlorina*) wurde schon von NILSSON-EHLE gefunden, später konnte ich dasselbe für die Kombination 24, *Albina* 3 × *Albina* 4, feststellen, weshalb dann eifrig nach der dritten Kombination, *Albina* 4 × *Chlorina* gesucht wurde. Der Theorie entsprechend wurde diese Koppelung auch gefunden. Für die Koppelungsgrade wurden folgende Werte erhalten:

Chlorina—Albina 4	3,8
Chlorina—Albina 3	10,2
Albina 3—*Albina* 4	12,5

Die Zahlen stimmen also ziemlich gut damit überein, was man nach der MORGANschen Theorie zu erwarten hat, indem die Koppelungszahl *Albina* 3—*Albina* 4 etwa die Summe der Zahlen *Chlorina—Albina* 4 und *Chlorina—Albina* 3 ausmacht. Die zu einer Koppelungsgruppe gehörigen Faktoren würden dann im Chromosom in folgender Weise geordnet sein:



Es muss aber bemerkt werden, dass die Feststellung des Koppelungsgrades trotz der relativ grossen Anzahl untersuchter Familien sehr unsicher ist. S. 243 ist für Kombination *Albina* 3 × *Albina* 4 nachgewiesen worden dass die Familienproportionszahlen mit Koppelungs-

graden zwischen 8,5—20 % passen können, und ähnliche Schwankungen sind für die beiden anderen Kombinationen anzunehmen. Wenn also der gefundenen Übereinstimmung zwar keine absolute Beweiskraft beigelegt werden kann, so kann jedoch nicht geleugnet werden, dass die mit den Spaltungszahlen am besten passende Koppelungsgraden auch mit den Konsequenzen der »Linkage»-Hypothese gut übereinstimmen.

Es ist aber ein anderes noch rätselhaftes dabei aber auch sehr interessantes Verhältnis gefunden. Für *Albina* 4 × *Chlorina* (Kombination 36) ist auf Basis der Familienproportionen der Koppelungsgrad zu 3,8 % bestimmt worden. Die Individuenproportionszahlen geben aber eine ganz andere Zahl, nämlich 31,1 %. Von lauter zufälligen Schwankungen kann hier nicht die Rede sein, weil die nach Wahrscheinlichkeit berechnete untere Grenze der Koppelungszahl laut der Individuenproportionen und die obere Grenze laut der Familienproportionen 20 resp. 10 % betragen. Für die nähere Erörterung dieses Falles sind erweiterte experimentelle Ergebnisse nötig.

Die planierte Koppelungsuntersuchung hat also bis jetzt folgende Resultate gegeben: Von den zwischen 13 Faktoren möglichen 78 Kombinationen sind 42 näher untersucht worden. Von diesen haben 3 starke Koppelung gezeigt, die übrigen freie Kombination gegeben. Bei der für Gerste gefundene Chromosomenzahl (haploid 7) ist es demnach noch zu früh Parallellen zwischen Chromosomenzahl und Koppelungsgruppen zu ziehen, teils weil noch nicht alle Kombinationen untersucht sind, teils auch weil einige von den freien Kombinationen sich wohl mit schwachen Koppelungen vereinbaren lassen; ich hoffe aber bald die Untersuchung in diesen Hinsichten vervollständigen zu können.

ZITIERTE LITERATUR.

1. HALLQVIST, C. 1923. Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und chlorophylldefekten Gerstensippe. Hereditas IV.
2. — 1924. Chlorophyllmutanten bei Gerste. Ihre Entstehung und primären Spaltungen. Hereditas V.
3. MOHR, O. L. 1926. Über Lethalfaktoren mit Berücksichtigung ihres Verhaltens bei Haustieren und beim Menschen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre XLI.
4. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. and STURTEVANT, A. H. 1925. Genetics of *Drosophila*. Bibliographia Genetica, vol. II.
5. NILSSON-EHLE, H. 1922. Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbeinheiten bei Gerste. Hereditas III.

ÜBER DAS VERHALTEN DER CHROMOSOMEN BEI DER HETEROTYPISCHEN TEILUNG SCHWEDISCHER OENOTHERA LAMARCKIANA UND EINIGER IHRER MUTANTEN UND BASTARDE

VON *ARTUR HÅKANSSON*
LUND

(With a summary in English)

EINLEITUNG.

WÄHREND den Sommern 1922—1925 habe ich Blütenknospen der verschiedenen Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*, die in den Kulturen des bekannten *Oenothera*-Forschers, Professor N. HERIBERT-NILSSON zu Landskrona aufgetreten sind, zwecks zytologischer Untersuchung fixiert. Wie bekannt haben mehrere *Oenothera*-Mutanten eine abweichende Chromosomenzahl, und gewisse Eigenheiten ihres Exterieurs und Verhaltens bei genetischen Experimenten lassen sich wohl am ungezwungendsten als eine Folge von der Chromosomenzahlveränderung erklären. Bei direkt aus *Lamarckiana* hervorgegangenen hat man folgende Formen mit abweichender Chromosomenzahl sicher festgestellt: 1) *tetraploide* Typen (*gigas*-Formen) mit verdoppelter Chromosomenzahl, also in den somatischen Zellen 28 anstatt 14 Chromosomen (sie sind auch bekannt bei *Oe. biennis*, *stenomeres*, *pratincola*, *grandiflora*, *simplex*). Sie haben viereckige Pollenkörner mit 14 Chromosomen, sind fertil und haben keine leeren Samen (letzteres im Gegensatz zu *Lamarckiana*). Die Abkommen haben konstante Chromosomenzahl; 2) *triploide* Typen (*semigigas*), die 21 Chromosomen haben. Sie sind stark steril, haben teils drei- teils viereckige Pollenkörner, und wie VAN OVEREEM (1921) gezeigt hat, fungieren von den Pollenkörnern nur solche mit 7 oder 14 Chromosomen, während von den Eizellen alle mit Chromosomenzahlen von 7 bis 14 tauglich sind. Die Abkommen haben stark variierende Chromosomenzahlen; 3) *trisome* Typen (*lata* ist die bekannteste) mit 15 Chromosomen in den somatischen Zellen. Ihr Pollen ist gewöhnlich schlecht, da ausser der normalen *Lamarckiana*-Sterilität alle Pollenkörner mit

8 Chromosomen absterben. Einige trisome spalten immer *Lamarckiana* ab, sogen. dimorphe Mutanten, andere sind konstant, da die 14-chromosomigen Abkommen nur als leere Samen vorhanden sind, sogen. sesquiplex-Formen (DE VRIES 1925 a). Weniger sicher ist die Angabe dass Mutanten mit 16 Chromosomen aus Formen mit 14 oder 15 Chromosomen hervorgegangen sind, was LUTZ (1917) angibt in drei Fällen gefunden zu haben. Teils hat kein anderer Forscher eine solche Beobachtung gemacht, teils und vor allem ist die Chromosomenzahl von LUTZ nur in somatischen Zellen festgestellt worden, wo sie etwas variieren kann. 16 gleichwie viele andere Zahlen findet man dagegen in Abkommen von *Oe. semigigas*, in F_2 bei Kreuzungen zwischen di- und tetraploiden Formen, schon in F_1 in Kreuzungen mit *semigigas*.

Die Mutanten von HERIBERT-NILSSON sind bisher kaum untersucht worden. GATES und THOMAS sowie GATES (siehe GATES 1915) haben jedoch aus von HERIBERT-NILSSON erhaltenen Samen *gigantea*-Pflanzen, die 28 Chromosomen zeigten, und *lata* mit 15 aufgezogen, ausserdem haben sie neue Formen, nämlich *semilata* und *incurvata* erhalten, die 15 Chromosomen aufwiesen. Über meine Untersuchungen habe ich früher eine Mitteilung veröffentlicht (HÅKANSSON 1924) worin gezeigt wurde, dass auch in ihrem Äussern abweichende *gigantea*-Pflanzen 28 Chromosomen haben; eine Ausnahme hat eine Form gebildet, die merkwürdigerweise diploid war. Die letztere ist hier Gegenstand einer näheren Untersuchung geworden.

Bei den Oenotheren gibt es auch ein ganz anderes zytologisches Problem von Interesse, nämlich den Verlauf der Reduktionsteilung. Wie bekannt herrschen sehr eigentümliche Koppelungsverhältnisse. RENNER nimmt an dass die Faktoren bei den verschiedenen Arten mit einander zu haploiden Komplexen fest verbunden sind. So besteht *Lamarckiana* aus gaudens und velans, die homozygotisch nicht realisiert werden können, weil sie zygotisch letal sind. *Lamarckiana* ist demnach ein ständiger, nicht spaltender Bastard. Andere Arten sind heterogam, indem nur der eine der beiden Komplexe im Pollen fungiert, der andere in der Samenanlage. Die beiden *Lamarckiana*-Komplexe treten phänotypisch als die Zwillingsbastarde *læta* und *velutina* hervor wenn man *Oe. biennis* mit *Oe. Lamarckiana* polliniert. Bei Artkreuzungen innerhalb *Oenothera*, wo ja verschiedene Komplexe zusammengeführt werden, ist es RENNER gelungen, verschiedene Faktoren zum Übergehen von dem einen auf den anderen Komplex zu veranlassen, und es scheint die Verwandtschaft zwischen den Komplexen zu sein, die die Anzahl der Faktoren, die ausgetauscht werden, be-

stimmt, während in den spontanen Arten trotz vielfacher Heterozygotie keine Aufspaltung stattfindet (1925, S. 165). RENNER hat schon in seiner Abhandlung von 1917 den Gedanken aufgeworfen, dass es sich hier um eine Koppelung zwischen verschiedenen Chromosomen handelt die bei der Reduktionsteilung zusammengehen. In seiner letzten Publikation (1925) hebt er dies noch stärker hervor und der Übergang von Faktoren von einem Komplex auf einen anderen soll auf dem Austausch von Chromosomen zwischen zwei Chromosomengruppen beruhen. LOTSY hat, indem er die Oenotheren als Kernchimären bezeichnet, einen Ausdruck für diese ihre Tendenz, nur zwei Arten von Gameten zu bilden, gegeben. COBB und BARTLETT haben auch in bezug auf *Oe. pratincola* hervorgehoben, dass »the characteristic portion of each kind of gamets consists of a group of chromosomes that remain in association at meiosis» (1921; zitiert nach LEHMANN 1922, S. 233). Die genannten Verfasser deuten aber auch die Möglichkeit an, »that the characteristic portion may consist of one chromosome only».

Dass das, was RENNER Komplex genannt hat in einem einzigen Chromosomenpaar lokalisiert werden soll, ist in der Tat die Ansicht der meisten Verfasser. DE VRIES und BOEDIJN (siehe DE VRIES 1925 a) lokalisieren die *læta*- und *velutina*-Faktoren in einem Chromosomenpaar, das sie das zentrale nennen. SHULL hat durch Kreuzen hervorgegangener Mutanten mit *Lamarckiana* zu konstatieren geglaubt, dass die meisten Faktoren bei *Lamarckiana* in einem einzigen Chromosom liegen, das er Chromosom I nennt, zu dem auch 2 zygotische und 2 gametische Letalfaktoren gehören, und dass die Entstehung von Mutanten auf crossing-over beruht. Er hat zwei weitere Koppelungsgruppen, die eine mit einem, die andere mit zwei Faktoren gefunden (1925). In einem einzigen Chromosomenpaar werden schliesslich die beiden Faktoren mit stark pleiotroper Wirkung lokalisiert, die nach HERIBERT-NILSSON (1920 b) den Unterschied zwischen *læta* und *velutina* verursachen. Auch GATES glaubt »that the difference between gaudens and velans resides in a single pair of *Lamarckiana* chromosomes» (1923 a, S. 560).

Die oft studierte Reduktionsteilung der Oenotheren zeigt einige Eigentümlichkeiten, die, wie CLELAND neulich in Kürze dargetan hat (1923), die Möglichkeit einer Chromosomenbindung wahrscheinlich machen. Die Chromosomenpaarung erfolgt nach den meisten *Oenothera*-Zytologen nach dem Metasyndese-Schema, und die Chromosomen sind während der ganzen Zeit end-to-end vereinigt und bilden

Ketten. Wie GATES betont hat (1924), spricht dies stark dagegen dass crossing-over in der von SHULL angenommenen Ausdehnung erfolgt. GRÉGOIRE hat jedoch vermutet, dass wie bei den meisten Pflanzen parasyndetische Paarung stattfindet, dass sich aber später die gepaarten Chromosomen von einander loslösen und sekundär end-to-end vereinigt werden. So beschreibt auch BOEDIJN neulich (1924, 1925) den Verlauf der Reduktionsteilung bei *Oe. Lamarckiana* und anderen Formen; er behauptet mit Bestimmtheit, dass sie vollständig normal ist und dass nur zuweilen sekundär eine Verkettung von Chromosomen stattfindet. Es gibt demnach verschiedene Angaben hinsichtlich der Chromosomenpaarung, speziell in bezug auf *Lamarckiana*.

Eine andere Eigentümlichkeit bei den Oenotheren bezieht sich auf die Anordnung der Chromosomen während der Diakinese. Schon DAVIS (1909—1911) fand, dass während *Oe. grandiflora* 7 ringähnliche Doppelchromosomen hatte, zeigte dagegen *Oe. biennis* alle 14 Chromosomen in einer Reihe nach einander zu einem Ring oder einer Kette angeordnet. Eine derartige Verkettung ist von mehreren Forschern beobachtet worden, aber erst CLELAND hat hervorgehoben, dass die verschiedenen Oenotheren sich durch eine konstante Anordnung der Chromosomen während der Postsynapsis auszeichnen: *Oe. franciscana* (1922) hatte immer 5 Chromosomenpaare und einen Ring von 4 Chromosomen, die aus Kreuzung zwischen *franciscana* und *biennis* hervorgegangene *fran. sulfurea* (1924 a) hatte ein Paar und einen grossen Ring von 12 Chromosomen. In zwei vorläufigen Mitteilungen hat er die Chromosomenanordnung erwähnt, die er bei 8 anderen Formen gefunden hat (1923, 1925). EMERSON (1924) hat in bezug auf *Oe. biennis* die Angabe CLELANDS bestätigt, OEHLKERS (1926) fand bei einigen verschiedenen Formen ungleiche Chromosomenanordnung, bezweifelt aber, dass sie — wie CLELAND angibt — völlig konstant ist; BOEDIJN (1925) verneint vollständig das Vorkommen der bestimmten Chromosomenanordnung.

Vieles deutet darauf hin, dass bei den *Oenothera*-Formen, wo die Chromosomen während der Diakinese und nach der Auflösung der Kernmembran in Form von Ketten oder Ringen zusammenhängen, die Faktoren dazu tendieren gemeinsam vererbt zu werden, während freie Chromosomenpaare mit freier Mendelspaltung verknüpft sind. Der wahrscheinliche zytologische Mechanismus für diese Chromosomenkoppelung ist von CLELAND entdeckt worden (1923). Der grosse Chromosomenring bei *franciscana sulfurea* u. a. bleibt während der Metaphase bestehen. Er bekommt ein zickzackähnliches Aussehen, da die

zu demselben gehörigen Chromosomen regelmässig so orientiert werden, dass zwei neben einander liegende Chromosomen immer zu verschiedenen Polen geführt werden. Nach CLELAND muss man es für wahrscheinlich halten, dass homologe Chromosomen im Ringe neben einander liegen und ausserdem immer einen konstanten und bestimmten Platz haben; also bei *Oe. muricata*, wenn *A* und *a* usw. homologe Chromosomen bezeichnen, die Lage im Ring sei *AaBbCcDdEeFfGg* (hier gehören alle Chromosomen zum Ring) eher als eine unregelmässige Orientierung z. B. *AabBcCDd* usw. Es gehen demnach immer bei jeder Reduktionsteilung *ABCDEFG* zum einen, *abcdefg* zum anderen Pol. Nur zwei Arten von Gameten werden gebildet, ganz als ob nur ein Chromosomenpaar vorhanden wäre. EMERSON (1924) gelang es indessen nicht bei *Oe. biennis* die von CLELAND dort beschriebene zickzackähnliche Orientierung zu konstatieren; nach ihm gehen im Gegenteil neben einander liegende Chromosomen zum gleichen Pol. OEHLKERS (1926) fand schliesslich, dass bei den von ihm untersuchten Formen die Verteilung der Chromosomen bald nach der von CLELAND, bald nach der von EMERSON angegebenen Art verläuft.

Ich habe durch das Studium der Reduktionsteilung bei *Oe. Lamarckiana* und deren Mutanten zu erfahren beabsichtigt, ob Metasyndese stattfindet, ob es eine bestimmte Anordnung der Chromosomen gibt und diesfalls welche, sowie ob die zickzackähnliche Orientierung vorkommt, was alles eine Chromosomenkoppelung sehr wahrscheinlich machen würde. Bisher ist es mir nicht gelungen genügend gut fixiertes Material zu einem genaueren Studium der heterotypen Metaphase in der Embryosackmutterzelle zu erhalten; letztere ist noch nicht untersucht worden. Als Fixiermittel ist meistens BOUIN, modifiziert nach ALLEN durch Zusatz von fester Chromsäure und Harnstoff, verwendet worden. Dieses Mittel war das beste und ist von CLELAND benützt worden. GILSON, von RENNER und OEHLKERS verwendet, gab nicht so gleichmässige Resultate, ZENKER war noch schlechter. Während der ersten Jahre verwendete ich nur die letzteren Fixiermittel, weshalb ich die Metaphase bei einigen Mutanten nicht habe näher studieren können. Die Chromosomen sind nach der BOUIN-Fixierung grösser als nach der GILSON-Fixierung. Die Färbung der Schnitte geschah stets mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin. Andere geprüfte Methoden (GIEMSA mit Beizung mit Natriummolybdat, Gentianaviolett nach Beizung mit Jodjodkalium) erwiesen sich als für dieses Material unverwendbar. Die Schnittdicke war im allgemeinen 10 oder, seltener, 7,5 μ. Die Figuren sind mit ABBE's Zeichenapparat am Arbeitstisch mit LEITZ Imm. $^1/_{12}$

und Komp. Ok. 12 gezeichnet worden. Bei der Reproduktion wurden sie auf $^{2}/_{3}$ verkleinert (Vergrösserung also 2000; wurde eine andere Vergrösserung benützt, so ist dies in der Figurenerklärung angegeben, und ebenso wenn ein anderes Fixiermittel als BOUIN benützt wurde).

Ausführlichere Verzeichnisse über *Oenothera*-Literatur finden sich in VAN OVEREEM (1922) und LEHMANN (1922). Die letztere Arbeit ist von grossem Wert wenn man sich einigermassen rasch über die *Oenothera*-Frage orientieren will. Schliesslich bereitet es mir eine Freude Professor N. HERIBERT-NILSSON für stets gezeigtes Wohlwollen und Interesse zu danken.

OENOTHERA LAMARCKIANA.

Oe. Lamarckiana ist von mehreren der älteren *Oenothera*-Zytologen untersucht worden, nämlich GATES, GEERTS und DAVIS, ferner von SINOTO (1922), dessen Abhandlung mir nur durch Autorreferate bekannt ist, der aber gleichwie BOEDIJN (1924, 1925) zu von anderen Forschern abweichenden Resultaten gekommen ist, und schliesslich CLELAND, der seine Beobachtungen über die Anordnung der Chromosomen in einer seiner vorläufigen Mitteilungen erwähnt hat (1925). Ich habe die Reduktionsteilung in PMZ-n [1] von rot- und weissnervigen Individuen der vorher nicht untersuchten schwedischen Form untersucht. Diese stimmt wenigstens hinsichtlich der weissnervigen Pflanzen mit der Form von DE VRIES überein (näheres hierüber siehe LEHMANN 1922, S. 41 ff.).

Den Beginn der heterotypischen Prophase habe ich wenig studiert. Er stimmt offenbar mit dem bei *Oe. franciscana* und *fran. sulfurea* überein (CLELAND 1922, 1924). Das Kernnetz wird zu einem Synapsisknäuel zusammengezogen und während und nach dieser Kontraktion verändern sich die zuerst dünnen Fäden des Spirems mit zahlreichen Querverbindungen zwischen den Fäden zu einem groben Pachynemafaden, der stark gewunden und im Zentrum zusammengewickelt ist, Fig. 1 *d*; Querverbindungen sind jetzt nicht mehr vorhanden. CLELAND konstatierte bei den genannten beiden Formen, dass die Spiremfäden, die beim Nukleolus liegen dicker sind. Er zieht daraus den Schluss, dass Chromatin vom Nukleolus zum Kernnetz fliesst. Diese Ansicht kann ich nicht ohne weiteres teilen. Die gleiche Beobachtung kann man auch bei *Godetia* machen (siehe HÅKANSSON 1925), es beruht

[1] PMZ bedeutet Pollenmutterzelle, EMZ Embryosackmutterzelle.

aber die erheblichere Dicke der Fäden vielleicht darauf, dass sie durch die Einwirkung des Fixiermittels zusammengeschmolzen sind, da sie hier sehr dicht neben einander liegen.

Zuweilen ist in dem groben Pachynemafaden eine Andeutung zu Längsspaltung wahrzunehmen (Fig. 1 *d* und *f*), und mitunter erhält man ausserdem den Eindruck von Chromomerenstruktur. Beide diese Erscheinungen waren bei *Godetia* immer und in grösserer Deutlichkeit

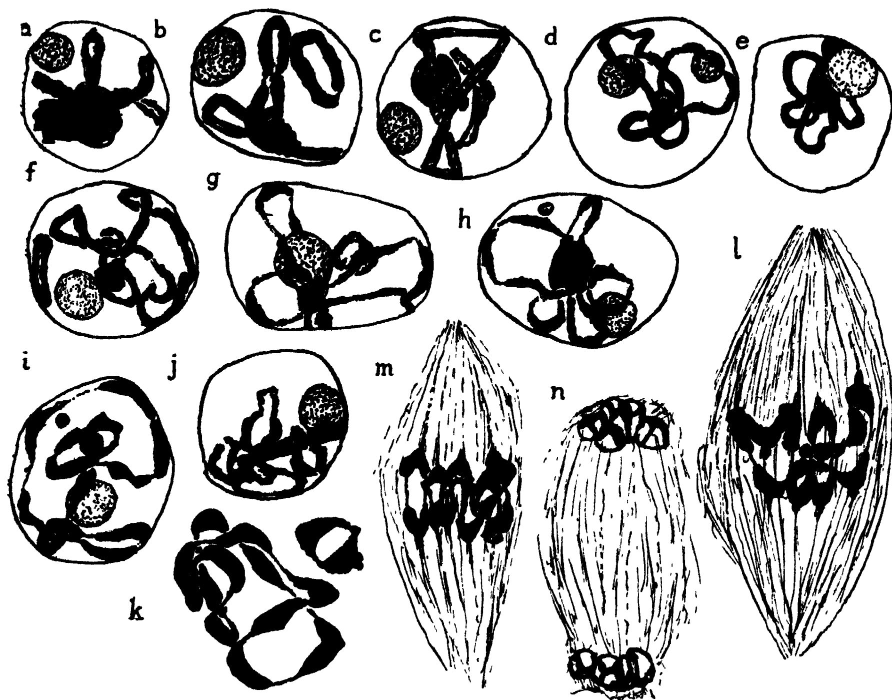


Fig. 1. *a—b: Lam. flavescens. a:* Second contraction des Spiremfadens. — *b:* Bildung der Chromosomen. — *c: Lam. planifolia.* Pachynemafaden. — *d—n: Lamarckiana. d:* Der Pachynemafaden. — *e:* Second contraction. — *f—h:* Der Pachynemafaden wird allmählich in einen Chromosomenring und ein -paar umgewandelt. — *i:* Diakinese. Ein Ring von 12 Chromosomen und ein Paar noch an diesem aufgehängt. — *j:* Abweichende second contraction. — *k:* Die Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran (× 3,000). — *l:* Der Chromosomenring ordnet sich zickzackähnlich in der Kernspindel (GILSON, × 3,000). — *m:* Heterotypische Metaphase. — *n:* Heterotypische Telophase. Karyomeritbildung.

zu finden. In dem in Fig. 1 *c* abgebildeten *planifolia*-Kern sind sie ungewöhnlich deutlich sichtbar und was für die Deutung des Chromosomenbildungsprozesses von Wert ist, man gewahrt sie auch in den beiden Schenkeln der abgetrennt frei liegenden Chromosomenschleife.

Es ist demnach ganz offenbar, dass wir hier die gleiche Längsspaltung vor uns haben die man zuweilen in den Diakinesechromosomen antrifft (Fig. 1 *g* und *h*, sowie Fig. 2 *n*, Seite 268), also die homotypische Längsspaltung. Der Pachynemafaden ist hier bei *Oenothera* offenbar univalent, während er bei *Godetia* nach allem zu urteilen bivalent war. Während der Faden bei *Godetia* nun in die haploide Anzahl Segmente aufgeteilt wurde, deren Längshälften stark von einander wichen, verbleibt er hier ungeteilt und wird nur mehr oder weniger stark zusammengezogen (»second contraction», Fig. 1 *e*). Wenn die Zusammenziehung nicht so ausgeprägt ist, kann man sehen dass in dem Pachynemafaden sich eine Anzahl von Einschnürungen bilden, während er in der Mitte zwischen den Einschnürungen dicker wird. Hierdurch wird er in einen Ring von in einer Reihe nach einander liegender Chromosomen verwandelt (Fig. 1 *f*—*h*). Oft wird ein Chromosom gerade an der Umbiegungsstelle einer Fadenschleife gebildet (Fig. 1 *g*), in anderen Fällen werden Chromosomen an den beiden Schenkeln der Schleife gebildet, und wenn diese einander berühren (Fig. 1 *j*), sieht es aus, als ob ein Chromosomenpaar durch Spaltung des Fadens entstanden sei, was auf Parasyndese hindeuten würde. Fig. 1 *a* zeigt einen Kern von *flavescens*, bei dem die »second contraction» in der Regel sehr stark ist; in 1 *b* sind die Chromosomen gebildet. Es sei erwähnt, dass wenn die beiden Schenkel der Schleife so nahe neben einander liegen, und sie diesfalls homologe Chromosomen repräsentieren, eine Möglichkeit für crossing-over zwischen ihnen vorhanden sein kann, trotzdem dass eine metasyndetische Chromosomenpaarung stattgefunden hat. Bei *Drosophila* hat man gefunden, dass crossing-over in jenem Stadium stattfindet, wo jeder der konjugierenden homologen Chromosomen für das homotypische Teilungstempo längsgespalten hat sein müssen (MORGAN, BRIDGES and STURTEVANT 1925 a), und dies ist in diesem Stadium mitunter bei *Oenothera* der Fall. Damit soll aber keineswegs gesagt werden, *dass* sie jetzt bei *Oenothera* erfolgt; crossing-over scheint ja hier übrigens eine seltenere Erscheinung zu sein, was vielleicht auf der Metasyndesepaarung beruht. Man hat sie also bei Formen mit kräftig ausgeprägtem »second contraction» öfter zu erwarten, beispielsweise bei *flavescens*. Auch ist die Möglichkeit vorhanden, dass beim Einschnüren des Pachynemafadens ein Chromosomenstück von einem Chromosom zu einem anderen gelangt.

Wenn der Pachynemafaden bei Beginn der »Diakinese» wiederum ausgewickelt wird, kann man in gut fixiertem Material in solchen Kernen, die vom Mikrotommesser nicht zerschnitten worden sind, fast

immer einen grossen aus 12 Chromosomen gebildeten Ring und ein ringförmiges Chromosomenpaar sehen, das bald am Ring aufgehängt ist (Fig. 1 *i*), bald frei liegt. Zuweilen wurde es schon früh als eine Schleife vom Pachynemafaden abgetrennt (siehe Fig. 1 *c*). Die Chromosomen im Paare waren merkwürdigerweise nicht ganz gleich, während der eine halbmondähnlich war, war sein Partner breiter und an seiner konvexen Seite mit einem Vorsprung versehen (Fig. 1 *i*, sowie Taf. III, Fig. 4). Während der Diakinese erfahren die Chromosomen eine fortschreitende Verkürzung (Fig. 2 *l* und *m*). Der grosse Ring ist mehr oder weniger stark gefaltet, was offenbar auf dem unzureichenden Platz beruht. Nach dem Auflösen der Kernmembran blieb immer dieses Chromosomenarrangemang, doch war hierbei das Doppelchromosom stets vom grossen Ringe frei (Fig. 1 *k* und Taf. III, Fig. 1). Die gefundene Anordnung der Chromosomen stimmt mit der von CLELAND angegebenen überein. GATES, GEERTS und DAVIS erwähnen nur, dass die meisten Chromosomen in Ketten zusammenhängen. DAVIS sagt, dass »occasionally» Paare gebildet werden (1911, S. 948); nach BOEDIJN kommt bei *Oenothera* eine so regelmässige Anordnung, wie sie CLELAND schildert, nie vor. Es ist wohl nicht so, dass sich verschiedenes Material ungleich verhält; BOEDIJN'S Fig. 12 und 14 *c* (1925) zeigen ein von den anderen, wahrscheinlich zusammenhängenden Chromosomen getrenntes Chromosomenpaar.

In Übereinstimmung mit der Mehrzahl anderer Forscher ist also metasyndetische Paarung gefunden. Sieben Doppelchromosomen, die später in Ketten vereinigt werden, habe ich nie gesehen, während sie nach BOEDIJN zu Beginn der Diakinese stets vorhanden sein sollten. Zuweilen schienen mehrere Paare vorhanden zu sein (Fig. 1 *j*); dies war aber beim abermaligen Auswickeln der zusammengezogenen Chromosomenkette und wenn die früher zusammengelegten Schenkeln auseinander wichen der Fall, oder auch wenn durch Umbiegungen im Ringe zwei Chromosomen so neben einander lagen, dass sie wie ein Paar aussahen (Fig. 1 *i*).

Während dem ersten Teil der Diakinese zeigten die Chromosomen verschiedene Grösse. Dies dürfte jedoch darauf beruhen, dass sie sich mit verschiedener Geschwindigkeit kontrahieren; einen konstanten Unterschied konnte ich nicht feststellen. Während der Metaphase sind die Chromosomen in der Regel gleich gross. BOEDIJN, der nachgewiesen hat, dass die Versuche von VAN OVEREEM, in somatischen Zellen individuelle Verschiedenheiten zwischen den *Oenothera*-Chromosomen zu konstatieren, misslungen seien, ist doch der Ansicht während

der Diakinese bei *Lamarckiana* einen Grössenunterschied festgestellt zu haben. Während er aber in seiner Abhandlung von 1924, S. 273 sagt, »man sieht immer ein sehr grosses und zwei ihn an Grösse nahekommende Chromosomen. Die vier übrigen sind bedeutend kleiner», so sagt er 1925 (S. 195) ohne weiters »man kann etwa 4 grosse und 3 kleinere Chromosomen unterscheiden». Offenbar hat demnach auch BOEDIJN keinen Unterschied mit Sicherheit konstatiert. Das Hinweisen auf einzelne Figuren hilft nicht, da ja alle Chromosomen in einem Kern nicht parallel zur Schnittrichtung liegen, sondern einige schräge; und ausserdem kontrahieren sie sich ständig. Es kann vielleicht ein kleinerer Unterschied in der Grösse vorhanden sein, aber niemand hat ihn bisher sicher nachgewiesen.

Die heterotypische Kernspindel ist, wie früher konstatiert wurde, bei ihrer Anlegung multipolar; Reste des Nukleolus sind zuweilen noch nach der Auflösung der Kernmembran vorhanden. Die Chromosomen, die früher oft ungleich und an den Rändern verschwommen waren, sind jetzt deutlich halbmondförmig und eine Spur von Längsspaltung kann nicht mehr bemerkt werden. In diesen Hinsichten herrscht mit *Godetia* Übereinstimmung. Die Chromosomen im grossen Ring werden während der Metaphase auf die Weise geordnet, wie CLELAND für mehrere Oenotheren beschrieben hat. Die Spindelfäden befestigen sich an den konvexen Seiten der Chromosomen, die bei Beginn der Anaphase in eine kleine Spitze ausgezogen sind — als ob hier lokal ein starker Zug ausgeübt würde — [Taf. III, Fig. 6 (siehe Fig. 5 *k*, S. 282)], und neben einander liegende Chromosomen werden zu verschiedenen Polen orientiert, wodurch der Ring das von CLELAND beschriebene zickzackähnliche Aussehen erhält. Jedoch ziemlich selten kann man diese Orientierung längs des ganzen Chromosomenringes sehen, sie kann aber in gut fixierten Zellen, auch wenn der Ring gefaltet ist, konstatiert werden (Fig. 1 *l*, siehe die Anordnung in Taf. III, Fig. 5—6). Gewöhnlich ist sie nur längs eines Teiles des Ringes sichtbar. Dies dürfte indessen auf eine nicht völlig gute Fixierung beruhen. War die Fixierung schlecht, so lagen die Chromosomen im Zentrum der Kernspindel versammelt, sodass die zickzackähnliche Orientierung gar nicht sichbar war, sondern benachbarte Chromosomen schienen gegen den gleichen Pol orientiert zu sein, ja, auch die Ringbildung trat nicht hervor, sondern die Metaphase ähnelte der bei anderen Pflanzen. Mitunter, wenn sie nicht am ganzen Ringe zu sehen war, beruhte dies deutlich darauf, dass noch nicht alle Chromosomen ihre definitive Orientierung erhalten haben. Nicht selten kamen indessen wirkliche

Unregelmässigkeiten vor, durch solche dürften die Pollenkörner oft ungeeignete Chromosomenkombinationen oder -zahlen bekommen und absterben; wie wir wissen ist ungefähr 50 % des Pollens von *Lamarckiana* steril. Wie später entwickelt werden wird, haben wir Grund zur Annahme, dass zuweilen ein Austausch zwischen den beiden Chromosomengruppen stattfindet. Anaphasen habe ich aber noch nicht in genügender Anzahl studiert um das Gleiche zytologisch zu konstatieren.

Ich habe doch gleichwie CLELAND die Auffassung erhalten, dass die Chromosomen während der heterotypischen Metaphase normal sehr regelmässig orientiert sind. Es ist immer ein Doppelchromosom vorhanden das sich wie andere verhält, ausserdem ein grosser Ring von 12 Chromosomen, in dem die Chromosomen aber normal sehr regelmässig geordnet sind, so dass benachbarte Chromosomen stets gegen verschiedene Pole orientiert und zu diesen gezogen werden. Die anderen Forscher heben dagegen hervor, dass die Chromosomen an der Kernspindel »loosely scattered» sind, BOEDIJN sagt, dass die von CLELAND beschriebenen Chromosomengruppen in seinem Material nicht vorgekommen sind, »vielmehr liegen alle Chromosomen getrennt voneinander» (1925, S. 195). SINOTO findet statt dessen in 50 % der PMZ-n normale Metaphasen, ähnlich denen bei anderen Pflanzen, mit gepaarten homologen Chromosomen und eine regelmässige Kernplatte bildend, in 50 % Unregelmässigkeiten, von denen er glaubt, dass sie die Ursache der sterilen Pollenkörner sind. Auch GEERTS sagt, dass die Chromosomen oft paarweise in der Äquatorialplatte liegen. Aber wenigstens in dem hier untersuchten Material war immer ein einziges Paar und ein Ring von 12 vorhanden, der bis zur Anaphase ungebrochen verbleibt.

Während der Anaphase gehen 7 Chromosomen zu jedem Pol, oft gehen sie ein wenig ungleichzeitig auseinander. Zuweilen gingen 8 zum einen und 6 zum anderen Pol. BOEDIJN hat das Vorkommen der sterilen Pollenkörner bei *Oe. Lamarckiana* auf folgende Weise zu erklären versucht (1925, S. 183). Es gibt, so wird angenommen, 6 Paar gleiche Chromosomen plus ein læta- plus ein velutina-Chromosom. Während der Anaphase wandern stets 6 Chromosomen auseinander, die læta- und velutina-Chromosomen kommen indessen entweder in verschiedene Zellen und bilden dann læta- und velutina-Pollenkörner, oder sie gelangen in die gleiche Zelle und die dann entstandenen Pollenkörnern sollen zugrunde gehen; hierdurch soll die 50 %-ige Sterilität erklärt werden. Dies würde jedoch voraussetzen, dass

die Chromosomenverteilung in 50 % der PMZ-n nach 6 + 8 erfolgen soll. Dies hat aber niemand festgestellt, vielmehr erfolgt dies bei *Lamarckiana* sehr selten. Die Erklärung BOEDIJN'S kann demnach unmöglich richtig sein. Ein crossing-over kann beim Auseinandergehen der Chromosomen nicht erfolgen, da die Homologen immer weit von einander entfernt liegen. JANSSENS wie auch CHODAT (1925) sind für einen Substanzaustausch während der Meta- und dem Beginn der Anaphase eingetreten.

Die Telophasenkerne waren anfänglich oft stark gelappt, was darauf beruhte, dass um jedes Chromosom gleichzeitig mit seiner Längsteilung eine eigene Kernmembran gebildet wurde. Doch schmelzen die gebildeten Kleinkerne sofort zusammen und lagen stets in Kontakt, so dass sie voneinander nie deutlich abgegrenzt waren (Fig. 1 *n*). Diese Erscheinung war bisher für die Oenotheren nicht beschrieben und übrigens für das ganze Pflanzenreich kaum mehr als in einem Falle, dem von CHODAT (1925) bei *Allium* beobachteten bekannt. Ich habe dies auch während der heterotypischen Telophase bei *Pisum* gesehen, und es kommt vielleicht bei Pflanzen mit wenigen, recht grossen Chromosomen allgemein vor. In mehreren Tiergruppen ist ein derartiges Verhältnis in den Telophasenkernen im befruchteten Ei häufig, und die verschiedenen Kleinkerne, die sogen. Karyomeriten, verschmelzen dort oft gar nicht oder nur unvollständig mit einander (WILSON 1925, S. 133, 894). Eine von mir zweimal beobachtete Eigentümlichkeit ist die, dass in der heterotypischen Kernspindel während der Telophase eine bald verschwindende Zellplatte entsteht. Auch das habe ich mitunter bei *Pisum* beobachtet. Fig. 2 *a* zeigt eine tripolare Mitosis in einer Tapetenzelle.

DIE 14-CHROMOSOMIGEN MUTANTEN.

PLANIFOLIA.

Haploid 7, diploid 14 Chromosomen wurden sowohl in PMZ-n wie EMZ-n gesehen. Während der Diakinese gab es in den PMZ-n wie bei *Lamarckiana* ein Chromosomenpaar und einen, hier stark gefalteten, Ring von 12 Chromosomen. Der Ring bestand noch während der Metaphase, die zickzackähnliche Anordnung in demselben trat aber auf Grund der schlechten Fixierung nur selten hervor, kommt aber vermutlich allgemein vor.

Planifolia ist noch nicht beschrieben, weicht aber nur unbedeutend vom *Lamarckiana*-Typus ab.

FLAVESCENS.

Die Chromosomenzahl betrug in den PMZ-n und EMZ-n haploid 7, diploid 14. Die »second contraction» ist, wie schon erwähnt, stark. In den PMZ-n wurde während der Diakinese und nach dem Auflösen der Kernmembran ein grosser Ring von 12 Chromosomen und ein freies Paar (Fig. 2 *c*) angetroffen. Einige Unregelmässigkeiten waren häufig, besonders während der Metaphase. Fig. 2 *b* zeigt einen Kern, in dem alle Chromosomen zum Ring gehören zu scheinen, es war noch kein freies Paar abgeschieden. Während der Metaphase war eine Zickzackanordnung der Chromosomen deutlich, in der Anordnung derselben waren aber zahlreiche Unregelmässigkeiten zu finden (Fig. 2 *d—e*). In der untersuchten Pflanze dürften Unregelmässigkeiten in der Verteilung der Chromosomen nicht selten sein.

Auch die Reduktionsteilung in der EMZ wurde untersucht, die Fixierung war indessen nicht günstig. Trotzdem die Chromosomen gleichwie oft in den PMZ-n unregelmässig geordnet waren, konnte man doch auch hier während der heterotypischen Metaphase eine Zickzackorientierung wahrnehmen (Fig. 2 *f*).

Flavescens ist nur eine gelbfleckige Form von *Lamarckiana*. Sie ist dadurch bemerkenswert, dass sie bald konstant gelbe Abkommen gibt, bald grüne Pflanzen nach dem Zahlenverhältnis gelb : grün = 3 : 1 abspaltet, was darauf beruht, dass sie heterozygotisch und wahrscheinlich bald isogam, bald heterogam ist (HERIBERT-NILSSON 1920 a). Leider weiss ich nicht ob ich eine konstante oder eine spaltende Pflanze untersucht habe, wenn möglich werde ich jedoch meine Untersuchungen über diese Mutante fortsetzen.

RUBRISEPALA.

Die Diakinese hatte bei dieser Mutante ein anderes Aussehen. »Second contraction» ist deutlich ausgeprägt, während der Diakinese waren vier freie Chromosomenpaare von ringförmigem Aussehen, sowie ein kleiner Ring von 6 Chromosomen vorhanden (Fig. 2 *j*). Es machte den Eindruck als ob die freien Paare eine bestimmte Lage im Pachynemafaden gehabt haben müssten. Zuerst wird ein ringförmiges Paar abgeschieden (Fig. 2 *g*), die anderen sind noch am Ring befestigt, und wie es scheint auf eine bestimmte Weise. Ein Ringpaar ist an einem anderen aufgehängt, das seinerseits am Ring hängt (Fig. 2 *h* und *i*), offenbar liegen diese beide stets nebeneinander im Faden. Das vierte Paar ist an einer anderen Stelle, doch nahe daneben befestigt, und

schliesslich werden die Paare vom Ring und voneinander frei (Fig. 2 *j*). Ähnliche Beobachtungen über eine bestimmte Lage von später freien Chromosomenpaaren im Verhältnis zum Chromosomenring sind von CLELAND (1922) bei *franciscana* gemacht worden. Leider waren späte Diakinese und späte Metaphasenstadien so schlecht fixiert, dass irgendwelche zytologische Beobachtungen über das Verhalten der Chromosomen nicht gemacht werden konnten. Während der homotypischen Metaphase traten die Chromosomen oft längsgeteilt auf. So sehen wir

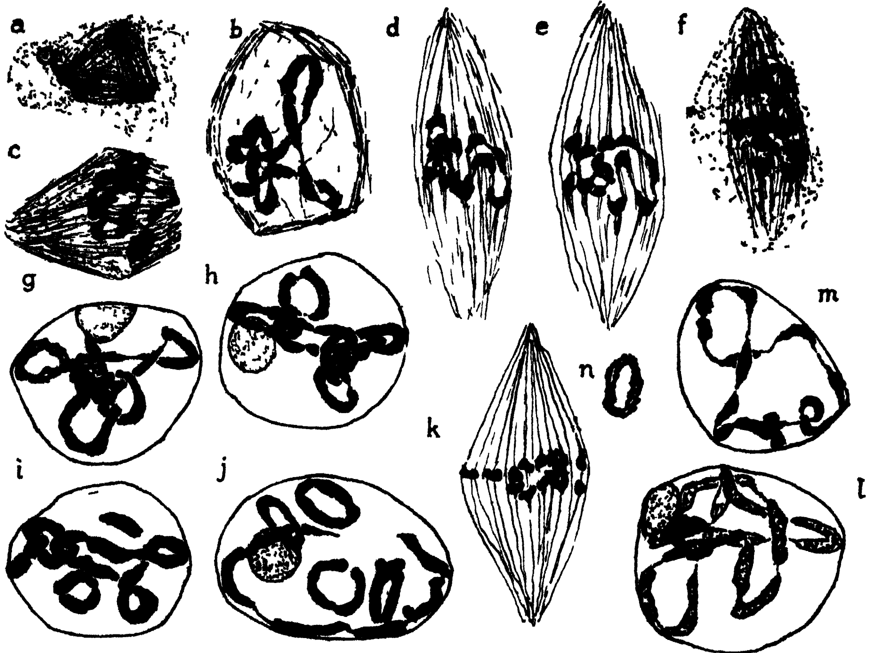


Fig. 2. *a*. *Oe. Lamarckiana*. Tapetenzelle (× 1050). — *b—f* *Lam. flavescens*. *b—c:* Chromosomenanordnung nach Auflosung der Kernmembran. *d—e* Heterotypische Metaphase (abweichend). — *f:* Heterotypische Kernspindel in der Embryosackmutterzelle. — *g—j:* *Lam. rubrisepala*. Pachynema bis Diakinese, vier Chromosomenpaare und ein Ring von sechs Chromosomen werden gebildet (ZENKER). — *k*. Homotypische Anaphase, sechs Chromosomen und zwei Chromosomenhälften (ZENKER). *l—n:* Wahrscheinlich *Oe. Lamarckiana* (ZENKER). *l* frühe, *m*. späte Diakinese, *n*· das Chromosomenpaar.

in Fig. 2 *k* 6 Chromosomen und 2 Chromosomenhälften an der Kernspindel. Eine Teilung der letztgenannten wurde nicht wahrgenommen.

Nach HERIBERT-NILSSON (1915) steht *rubrisepala* DE VRIES' *rubrinervis* und GATES' *rubricalyx* nahe. CLELAND hat neulich (1925) mitgeteilt, dass er bei *rubrinervis* vier freie Paare sowie einen Ring von

sechs Chromosomen gefunden hat, während *rubricalyx* drei Chromosomenpaare und einen Ring von acht Chromosomen aufgewiesen hat. Der letzte zeigte während der Metaphase Zickzackorientierung, bei *rubrinervis* konnte diese wegen ungünstigen Materials nicht festgestellt werden. Diese drei Mutanten zeigen demnach das Übereinstimmende dass ungefähr die Hälfte der Chromosomen gepaart ist. *Rubrinervis* und *rubricalyx* sind sogenannte Halbmutanten. Die erstere hat in den Nachkommen immer eine homozygotische Form *deserens*, bei der nach CLELAND alle Chromosomen gepaart sind. Aus *rubricalyx* hat SHULL (1921) auch eine homozygotische Form isoliert, die er *latifrons* nennt. In bezug auf die Entstehung u. a. m. der Halbmutanten wird im allgemeinen Teil berichtet.

DIE TRISOMEN MUTANTEN.

DEPENDENS.

Während der Diakinese konnte man auch bei dieser Form, die 15 Chromosomen hat, ein freies Paar sehen, während die anderen zu einem Ring oder einer Kette vereinigt waren (Fig. 3 *a*). Nach dem Auflösen der Kernmembran blieb diese Anordnung bestehen. In einigen Fällen gelang es während der Metaphase alle Chromosomen zu sehen. Fig. 3 *b* zeigt einen Ring aus 13 Chromosomen, in dem die zickzackähnliche Orientierung deutlich ist, sowie ein freies Chromosomenpaar. Das Extrachromosom war fast immer in den grossen Ring eingefügt, nur selten lag es frei (Fig. 3 *c*). Abweichungen von der zickzackähnlichen Anordnung kamen vor, zuweilen war der Ring geborsten, oft lagen zwei Chromosomen unter Bildung eines zum Ring gehörigen zweiten Paares beisammen (in Fig. 3 *b* ersichtlich). Während der Anaphase gehen in der Regel 7 Chromosomen zum einen, 8 zum anderen Pol, von den Ringchromosomen demnach resp. 6 und 7. Fig. 3 *d* zeigt wie ein Chromosom, vielleicht das Extrachromosom, zurückgeblieben ist und längsgeteilt wird, so dass jeder Dyadenkern 7 $^1/_2$ Chromosomen erhält. Fig. 3 *e* zeigt eine andere Anomalie: Anstatt des einen Dyadenkernes ist eine Gruppe von drei Kernen vorhanden, die »Karyomeriten» sind unvollständig miteinander verschmolzen.

Dependens ist jene Mutante die in den Kulturen von HERIBERT-NILSSON am öftesten aufgetreten ist (1915). Sie vereinigt Eigenschaften mehrerer Mutanten, u. a. *scintillans* und *lata*, die ja auch 15 Chromosomen haben. Sie stimmt mit den dimorphen trisomen Mutanten

darin überein, dass in ihren Nachkommen immer *Lamarckiana* vorkommt.

DENTATA.

Während der Diakinese war immer ein ringförmiges Chromosomenpaar vorhanden. Die übrigen Chromosomen waren zu einer oder mehreren Ketten oder Ringen vereinigt. Eine Tendenz mehr als ein

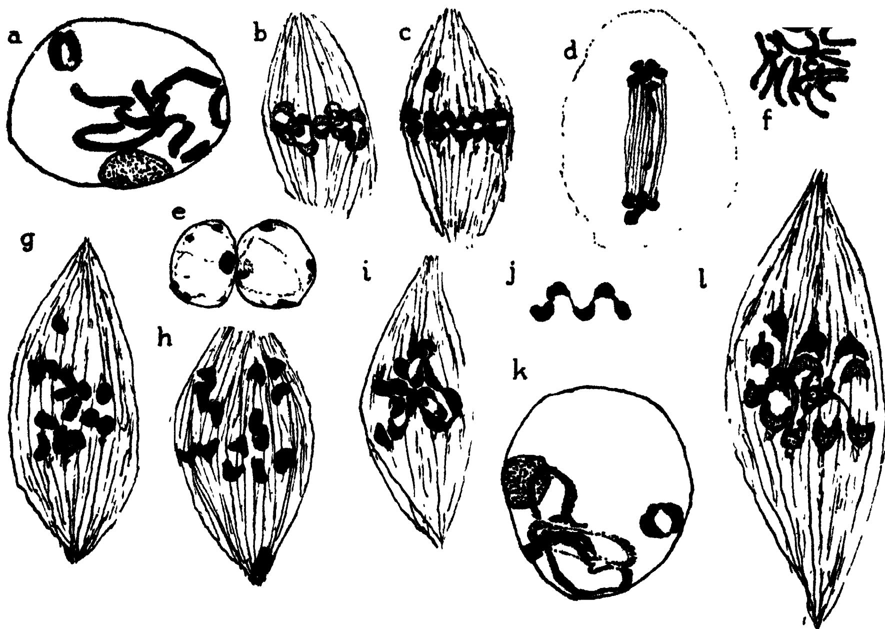


Fig. 3. *a—e: Lam. dependens.* (GILSON). *a:* Diakinese. — *b:* Heterotypische Metaphase, ein Ring von 13 Chromosomen und ein freies Paar. — *c:* Das Extrachromosom ist abnormerweise frei. — *d:* Anaphase. — *e:* Abnorme Interkinese. — *f: Lam. stricta.* (ZENKER). Somatische Kernplatte. — *g: Lam. curta.* (ZENKER). Heterotypische Anaphase. — *h—j: Lam. obscura.* Heterotypische Ana- und Metaphase, Zickzackanordnung. — *k—l: Lam. dentata.* (ZENKER). *k:* Diakinese. — *l:* Heterotypische Anaphase (× 3,000).

Paar auszubilden war unverkennbar (Fig. 3 *k*). Während der Metaphase konnte die Chromosomenanordnung auf Grund des ungünstigen Materiales nur sehr selten gesehen werden. Fig. 3 *l* zeigt jedoch ein freies Chromosomenpaar, einen Ring aus 8 zickzackähnlich angeordneten Chromosomen, der ganz rechts offen ist, da die Chromosomen sich voneinander zu entfernen beginnen, sowie eine Zickzackkette von 5 Chromosomen (zwei sind in der Fig. 3 *l* nach unten, drei nach oben gewendet). Die Chromosomenzahl ist demnach 15. Ähnlich kurze

Zickzackketten hat CLELAND (1923) bei *oblonga* gefunden. Ob auch andere Chromosomenanordnungen vorkommen können, weiss ich nicht.

Dentata ist noch nicht beschrieben, aber nach gütiger Mitteilung von Professor HERIBERT-NILSSON gehört sie dem *lata*-Typus an. Sie blüht nur selten und diesfalls spät.

CURTA.

Einige wenige Teilungen in PMZ-n waren in den Präparaten vorhanden. Einige heterotypischen Anaphasen zeigten 15 Chromosomen (Fig. 3 *g*), über die Anordnung kann aber nichts gesagt werden.

HERIBERT-NILSSON (1915) stellt *curta* zur *rubrinervis*-Gruppe. Es dürfte aber vielleicht zweckmässig sein in diese Gruppe nur Formen mit 14 Chromosomen einzureihen, da sonst leicht Irrtümer entstehen können. In der Tat hat sie mit dieser Gruppe nur die Farbe der Knospen gemeinsam, im übrigen zeigt sie gewisse *gigas*-Eigenschaften (l. c.). Es ist ja doch häufig, wie HERIBERT-NILSSON selbst betont, dass Formen mit 15 Chromosomen partielle Riesen sind (z. B. *lata*). Die Abkommen zeigten in einem Fall 33 *curta* : 1 *rubrisepala*, sie ist also am ehesten eine Sesquiplexform. Der Pollen soll recht gut sein; BOEDIJN hat auch bei einigen Trisomen gleich guten Pollen angetroffen wie bei *Lamarckiana* (1925, S. 207). Es spricht also nichts dagegen, dass die gefundene Chromosomenzahl die richtige ist.

STRICTA.

Die fixierten Blütenknospen waren so jung, dass sie keine Reduktionsteilungsstadien enthielten. Somatische Kernplatten im sterilen Gewebe der Antheren zeigten jedoch 15 Chromosomen (Fig. 3 *f*).

Stricta rechnet HERIBERT-NILSSON (1915) zur *gigas*-Gruppe, RENNER vermutet (1917), dass sie zu *semigigas* gehört. Es spricht jedoch nichts dagegen, dass sie eine trisome Form ist. Sie hat allerdings viele *gigas*-Eigenschaften, besonders in den floralen Teilen. Aber nach HERIBERT-NILSSON (1915) ist sie von *gigas* in mehreren Hinsichten verschieden. So sind die Knospen nicht rund, wie bei *gigas*, sondern viereckig wie bei *Lamarckiana*. Die runde Knospenform ist jedoch für die *gigas*-Typen besonders kennzeichnend. Die *gigas*-Eigenschaften beruhen offenbar wie bei *lata* und *curta* auf der Anwesenheit eines Extrachromosoms. Auch hinsichtlich ihrer Deszendenz stimmt *stricta* mit den trisomen Mutanten überein. Eine Pflanze spaltete in *Lamarckiana* und *stricta*, eine andere gab 48 *Lamarckiana*, 42 *stricta*, 4 *albida*, 3 *curta*, 2 *dependens*, 1 *rubrisepala*, 1 *nanella*, 1 *lata* und 2 gehörten

zu einem *curta*-ähnlichen, neuen Typus, also ungefähr gleich viele Pflanzen mit 14 und mit 15 Chromosomen, was demnach mit dimorphen trisomen Mutanten übereinstimmt.

OBSCURA.

Hier zeigte es sich, dass die fixierten Blütenknospen ziemlich alt waren. Nur in einer waren Teilungen vorhanden, und da fast alle PMZ-n in sämtlichen Antheren sich in heterotypischer Metaphase sowie einige sich in Anaphase befanden, war es wahrscheinlich, dass die Teilungen mit grosser Langsamkeit verliefen und demnach nicht ganz normale Verhältnisse herrschten. Als Folge dessen war es möglich, dass die normale Chromosomenanordnung selten hervortrat. Man konnte jedoch deutlich 15 gleich grosse Chromosomen sehen (Fig. 3 *h*), und oft war ein freies Paar sichtbar, während die anderen Chromosomen zu einem grossen Ring vereinigt waren, der indessen unregelmässig und sehr oft in kürzere Ketten zerfallen erschien (siehe Fig. 3 *i*). Eine Zickzackanordnung der Chromosomen war oft zu beobachten (Fig. 3 *j*). Das Chromosomenpaar schien oft am grossen Ring aufgehängt zu sein. In den Anaphasen gingen 7 Chromosomen zum einen, 8 zum anderen Pol. Die meisten Pollenkörner schienen, nach den Präparaten zu urteilen, zu degenerieren, indem sie bald ganz plasmaleer aussahen. Merkwürdig ist, dass einige von ihnen eine gewaltige Grösse haben. Dies beruht wohl nicht darauf, dass sie eine grössere Anzahl von Chromosomen enthalten, sondern auf nutritiven Störungen.

HERIBERT-NILSSON hebt hervor (1915), dass *obscura* grosse Ähnlichkeit mit *scintillans* aufweist, die ja auch 15 Chromosomen hat. *Obscura* ist konstant während *scintillans Lamarckiana* abspaltet, und sie stimmt vielleicht eher mit der in letzter Zeit von *scintillans* entdeckten konstanten Sesquiplexform *nitens* überein. HANCE (1918) hat die Reduktionsteilung in PMZ-n von *scintillans* etwas studiert. Er hebt in bezug auf die Metaphase nur hervor, dass »one chromosome was found without a mate» (l. c., S. 246). Daraus darf man nicht den Schlussatz ziehen, dass die anderen 7 Paare bilden; eine Paaranordnung tritt wenigstens in den Figuren nicht hervor. Ferner hat er die Chromosomen in einigen Interkinesenkernen gemessen und einen kontinuierlichen Grössenunterschied zwischen ihnen gefunden. Es muss jedoch betont werden, dass nicht alle Chromosomen im halbsphärischen Interkinesenkern in der gleichen Ebene liegen, weshalb man nicht alle von ihrer Längsseite misst. Schon dadurch erhält man

einen Grössenunterschied. Ferner ist nach der Tabelle von HANCE der Grössenunterschied zwischen zwei Chromosomen, die er als ein Paar betrachtet, oft gleich gross wie zwischen jenen die zu verschiedenen Paaren gehören sollen. Man kann sich daher unmöglich seiner Behauptung anschliessen, dass das 15-te Chromosom, »Chromosome O», eine Grössenklasse für sich, kleiner als die anderen, bildet (l. c., S. 247), was wohl bedeuten sollte, dass es nicht durch Verdoppelung irgend eines der übrigen Chromosomen zustande gekommen ist; es stimmt eher mit einem von ihnen überein.

In den Kulturen von HERIBERT-NILSSON haben wir also zusammen mit *lata* 6 trisome Formen gefunden. Wo die Reduktionsteilung näher studiert werden konnte, zeigte es sich, dass das Extrachromosom in den grossen Ring eingefügt war. Die Chromosomenverteilung war regelmässig 7 + 8. Wie später näher entwickelt werden soll, haben wir Grund zur Annahme, dass das Extrachromosom immer einer bestimmten der zum Ring gehörigen beiden Chromosomengruppen folgt. Man hat mehrmals die Reduktionsteilung von 15-chromosomigen Formen beschrieben. In der Regel wird sie so geschildert, als ob das Extrachromosom frei und ungepaart lag. Bei *oblonga* ist es jedoch nach CLELAND in den Chromosomenring eingefügt. Hier gab es auch eine grössere Anzahl freier Paare (typisch 5), wie auch in der trisomen Form, die aus der Kreuzung *rubricalyx* × *Hewettii* entstanden ist (GATES 1923 a), mehrere vorhanden sind. Bei *dependens* und *dentata* war auch die Tendenz vorhanden noch ein weiteres Paar auszubilden.

DIE TRIPLOIDE MUTANTE.

EXCELSA.

Diese besitzt somatisch 21 Chromosomen, ist also eine *semigigas*-Form, was schon HERIBERT-NILSSON (1915) vermutet hat.

Die Reduktionsteilung bei triploiden Oenotheren ist von mehreren Forschern studiert worden. Bei dem Gedanken an die in letzter Zeit gefundenen Chromosomenbindungsverhältnisse bei einer triploiden *Datura*, *Canna* u. a. ist jedoch ein genaues Studium der Chromosomen während der Diakinese und der Metaphase wünschenswert. GEERTS (1911) fand bei *Lam.* × *gigas* und *lata* × *gigas* in der Diakinese 7 Doppelchromosomen und 7 ungepaarte Chromosomen. Während der Metaphase wurden die letzteren beliebig auf die Tochterkerne verteilt. Es war demnach das *Drosera*-Schema, das hier verwirklicht wurde.

Er beobachtete auch eine Fragmentation der ungepaarten, die ihn auf die Vermutung brachte, dass bei triploiden *Oenothera* alle Pollenkörner nur 7 Chromosomen haben. GATES (1909) fand dagegen bei *lata* × *gigas*, dass gepaarte Chromosomen nicht vorhanden waren. In der heterotypischen Anaphase gingen in der Regel 10 Chromosomen zum einen, 11 zum anderen Pol. Eine andere triploide Form, *rubricalyx* × *gigas* (GATES 1923 b), zeigte die Aufteilung 10 + 11, 9 + 12 oder 8 + 13, neben welchen durch Degeneration von Chromosomen auch 7-chromosomige Pollenkörner gebildet werden. VAN OVEREEM schliesslich (1922) fand wie GEERTS 7 Chromosomenpaare und 7 ungepaarte Chromosomen, aber die Verteilung erfolgte, wie GATES gefunden hatte, am häufigsten nach 10 + 11.

Das von mir untersuchte Material wurde anfangs September 1924 fixiert. Diakinesestadien waren reichlich vertreten. Die allermeisten Chromosomen waren miteinander verbunden, bildeten aber keinen regelmässigen Ring wie bei *Lamarckiana*. Ausserdem sah man oft drei Chromosomen, die für sich lagen und ein Trivalent bildeten (Taf. III, Fig. 2). Es ist offenbar das freie Paar bei *Lamarckiana*, das hier durch drei Chromosomen vertreten ist. Das Trivalent war oft durch einen Faden mit der Chromosomenkette verbunden (Fig. 4 *b*). Ein Chromosom hatte sich mitunter vom Trivalent losgelöst; nach dem Auflösen der Kernmembran war dies ziemlich regelmässig der Fall.

Es war nicht möglich die Chromosomenkette wie bei *Lamarckiana* in ihrer ganzen Länge zu verfolgen. Sie hat ein unregelmässiges Aussehen, was darauf beruht, dass die Chromosomen wegen Umbiegungen in der Kette neben einander liegen. Wahrscheinlich beruht dies darauf, dass die homologen Chromosomen in der im Kern zweimal vertretenen Chromosomengruppe aufeinander anziehend wirken. Das dritte Chromosom, das dem nicht verdoppelten Satz angehört, ist offenbar an diesen beiden befestigt, denn eine Trivalentbildung war im grossen Ring oft hier und da sichtbar (Fig. 4 *a—d*). Es ist demnach so, dass die drei »homologen» Chromosomen beieinander liegen. Hier und da hat ein Chromosom mit seinem einen Ende den Zusammenhang mit der Kette verloren, zuweilen scheint es an anderer Stelle Kontakt erhalten zu haben, wodurch die Kette lokal netzförmig wird. Die Chromosomenanordnung bleibt nach der Auflösung der Kernmembran bestehen, doch ist, wie erwähnt, das Trivalent in ein Bi- und ein Univalent zerfallen. Es gelang nicht die Anordnung der Chromosomen während der Metaphase festzustellen, in einem Teil des Ringes wurde aber oft die Zickzackanordnung gesehen. Die Chromosomenverteilung

erfolgte, vermutlich zufolge der Verkettung, regelmässig während der Anaphase, sodass in der überwiegenden Zahl der Fälle 10 Chromosomen zum einen Pol, 11 zum anderen gehen. Selten wurde die Aufteilung 9 und 12 gesehen (Fig. 4 *e*). Bei triploiden Hyazinthen hat man gefunden, dass die Extrachromosomen willkürlich nach den Koeffizienten des Binomialtheorems auf die Tochterkerne verteilt werden (BELLING u. BLAKESLEE 1925). Dies ist bei *Oenothera* nicht

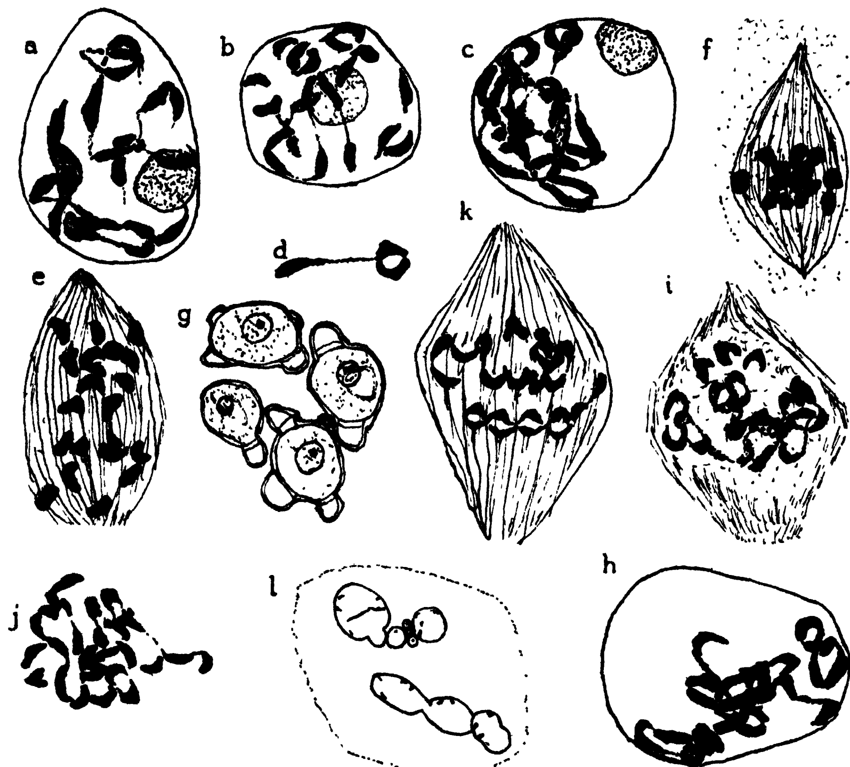


Fig. 4. *a—g: Lam. excelsa. a—d:* Diakinese, Trivalentbildung tritt hervor. — *e:* Anaphase. — *f:* Heterotypische Metaphase in der Embryosackmutterzelle. — *g:* Pollentetrade (× 425). — *h—m: Lam. gigantea. h:* Diakinese mit Tetravalente. — *i—j:* Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran. — *k:* Die heterotypische Metaphase beginnt. — *l:* Abnorme Interkinese (ZENKER, × 1070).

der Fall. Ob aber hier in den EMZ-n die Verteilung auf eine andere Art erfolgt (was VAN OVEREEM anzunehmen scheint; siehe seine Kurve 1921, S. 20), mag dahingestellt bleiben. Fig. 4 *f* zeigt eine EMZ in der die Chromosomen deutlich wie in den PMZ-n vereinigt sind.

Wir haben also bei der triploiden *excelsa* Trivalentbildung ge-

funden. Andere Forscher haben bei *Oenothera* keine solche Erscheinung erwähnt. Es scheint dies indessen, wie von amerikanischen Forschern gezeigt worden ist, die Chromosomenbindung zu sein, die bei triploiden Organismen allgemein vorkommt. BELLING (1924) fand bei einer triploiden *Canna* die Chromosomen ziemlich oft in Gruppen zu drei liegen; bei triploiden *Datura* gab es 12 Trivalente, bei trisomen Daturen 11 Bivalente und ein Trivalent, bei triploiden Hyazinthen Trivalente; GAIRDNER (1926) hat in der Diakinese eines triploiden *Campanula*-Bastarden Trivalente, Bivalente und Univalente gefunden. Sie erwähnt, dass sie an einer triploiden *Primula sinensis* beobachtet worden sind. Bei einer triploiden Rasse von *Zea Mays* gibt es in der Diakinese und Metaphase Trivalente oder durch deren Zerfallen entstanden auch Bivalente und Univalente (RANDOLPH und MCCLINTOCK 1926). Ausser allen diesen zytologischen Zeugnissen haben wir auch genetische. BRIDGES und ANDERSON (1925) haben das crossing-over zwischen den drei *X*-Chromosomen an triploiden *Drosophila* studiert. Sie sind zu dem Resultat gekommen, dass »synapsis involves generally all 3»; in somatischen Zellen liegen sie dort übrigens zu drei und drei. Die Trivalentbildung bei triploiden *Oenothera* bildet hiervon keine Ausnahme, sondern stimmt mit einer allgemeinen Regel überein. Sie ist nur wegen der Verkettung der Chromosomen weniger frappierend.

Während der Kernteilungen in den PMZ-n erfolgten oft Störungen, indem Chromosomen zurückblieben. Hierdurch wurden oft Mikrocyten gebildet und um diese zwergähnlich kleine, überzählige Pollenzellen. Die normalen Pollenzellen erhielten hierdurch auch eine kleinere Chromosomenzahl. VAN OVEREEM hat durch Kreuzungsexperimente gezeigt, dass bei *semigigas* nur Pollenkörner mit 7 oder 14 Chromosomen fungieren. Zytologisch hat man jedoch die Bildung von 14-chromosomigen Pollenkörnern nicht nachgewiesen, dagegen hat GATES (1923 b) die Bildung solcher mit 7—13 Chromosomen konstatiert. Gleichwie andere *semigigas* hat *excelsa* stark sterilen Pollen und, ausser vielen abnorm ausgebildeten, drei- und viereckige Pollenkörner; letztere scheinen im allgemeinen die Majorität zu bilden. VAN OVEREEM (1922) erachtet es als selbstverständlich dass die ersteren 7, die letzteren 14 Chromosomen enthalten. Er verweist auf die Figur eines jungen Pollentetraden mit zwei grösseren viereckigen und zwei kleineren dreieckigen Zellen, und glaubt dass diese zeigt, dass die Chromosomenverteilung nach 7 + 14 erfolgen kann. Der von ihm abgebildete Tetrade ist aber ziemlich jung, die Zwischenkörper sind noch nicht ausgewachsen, sodass die definitive Form der Zellen noch ungewiss ist.

Man kann indessen in Mikrotompräparaten mit jungen Pollenkörnern aus ihrer Lage ersehen, welche zum gleichen Tetraden gehören. Fig. 4 *g* zeigt einen der aus 2 Körnern mit drei, und 2 mit vier Zwischenkörpern besteht. Solche Tetraden sieht man nicht selten. Da die Chromosomenverteilung in der Regel nach 10 + 11 erfolgt, ist also die Annahme am naheliegendsten, dass Zellen mit 11 und mehr Chromosomen vier-, solche mit 10 und weniger dreieckig werden. Die grosse Anzahl viereckiger in jungen Antheren (was vollständig ausschliesst, dass alle viereckigen Pollenkörner diploid sind) macht es jedoch möglich, dass die Grenze schon bei 10 Chromosomen geht; in den erwähnten Tetraden kann ja die Chromosomenverteilung 9 + 12 gewesen sein. GATES (1915, S. 214) ist auch nunmehr der Ansicht, dass Körner mit 10 oder mehr Chromosomen vier-, solche mit 7—8 dreieckig sind. Das Aussehen solcher mit 9 erachtet er als ungewiss.

In älteren Antheren war nur eine geringere Anzahl der Pollenkörner plasmahaltig und mit spindelförmigen Stärkekörnern versehen. Die allermeisten waren leer oder enthielten nur einen dünnen Plasmasack mit einem vegetativen Kern und einer kleinen generativen Zelle.

DIE TETRAPLOIDE MUTANTE.

GIGANTEA.

Nur eine tetraploide Form, *gigantea*, ist in den Kulturen HERIBERT-NILSSON's gefunden worden.

Die Reduktionsteilung bei *Oe. gigas* ist von mehreren Forschern studiert worden. DAVIS (1911) hat »second contraction» stark ausgeprägt gefunden. Die Chromosomen bildeten während der Diakinese eine Kette, von der sich zuweilen einzelne Paare abgetrennt hatten. Während der heterotypischen Metaphase waren auch Chromosomenketten und bisweilen Paare vorhanden. GATES (1915) findet auch die Chromosomen »loosely scattered» auf der Kernspindel ohne dass eine Anordnung in Paaren wahrzunehmen ist. BOEDIJN (1925) fand im Gegensatz zu anderen Forschern auch hier Parasyndese und in der Diakinese »treten die Chromosomen paarweise auf, um sich jedoch bald wieder zu trennen und sich zu Gruppen und Ringen anzuordnen». Während der Anaphase gehen in der Regel 14 Chromosomen zu jedem der Pole, aber Störungen während der Reduktionsteilung sind bei *gigas* häufig. Sie sind von GATES ausführlich beschrieben worden.

Während der Diakinese, nach der Auflösung der Kernmembran, und in der Metaphase war die Mehrzahl der Chromosomen mitein-

ander vereinigt. Taf. III, Fig. 3 zeigt zwei freie Chromosomenpaare, während alle anderen Chromosomen miteinander verbunden sind. Dies ist die Anordnung, die wir ja bei einer Verdoppelung der *Lamarckiana*-Chromosomen zu erwarten haben. Sie war jedoch nicht so oft sichtbar. Die Ursache ist die Grösse des Kerns, die zur Folge hat dass er vom Messer geteilt wird und ferner macht die grosse Anzahl von Chromosomen das Hervortreten klarer Kernbilder unmöglich. Während der Diakinese ist oft nur ein Paar zu sehen. Zuweilen waren die zwei Paare zu einem Tetravalent vereinigt (Fig. 4 *h*). Ähnliches war nach der Auflösung der Kernmembran der Fall. Oft war kein Paar sichtbar sondern alle Chromosomen schienen miteinander verbunden zu sein; ob die sonst freien Paare im Ring eingefügt waren, liess sich nicht sicher entscheiden. Die Chromosomenkette oder der Ring hatte ein sehr unregelmässiges Aussehen (Fig. 4 *h—j*). Er wurde indessen zickzackähnlich in die Kernspindel eingeordnet (Fig. 4 *k*), aber einem Verfolgen der Orientierung längs der ganzen Kette gelang leider nicht. Zuweilen hatte ein einzelnes Chromosom oder ein Paar sich von der Kette losgelöst. Während der Anaphase erfolgte mitunter eine 13 + 15 Verteilung.

Wie bekannt, haben die MARCHALS vor langem gefunden, dass bei der Reduktionsteilung in tetravalenten Moos-Sporogonen die Chromosomen in Gruppen zu vier liegen. Ganz die gleiche Anordnung hat BELLING bei tetraploiden *Datura* gefunden. Bei *Datura* sind die Chromosomenverhältnisse übrigens ideal. Die haploide Mutante hat in der Diakinese und Metaphase 12 Univalenten, diploide Formen 12 Bivalenten, triploide 12 Trivalenten, trisome 11 Bivalenten und 1 Trivalent, tetraploide 12 Tetravalenten (BLAKESLEE und BELLING 1924). — Bei tetraploiden *Oenothera* sahen wir selten einen Tetravalent, meistens waren 2 Bivalenten vorhanden. BELLING und BLAKESLEE (1924) unterscheiden zwischen wahren Tetraploiden, bei denen die Chromosomen in Gruppen zu vier auftreten und »double diploids», die allerdings auch eine verdoppelte Chromosomenzahl haben, wo aber in den Chromosomen eine solche Differenzierung stattgefunden hat, dass anstatt eines Tetravalent zwei Bivalenten vorhanden sind. Nach BELLING und BLAKESLEE bestehen die Tetravalenten aus 2 Paaren, aber die Vererbung zeigt dass »the coming together of the members of the pairs must have been at random. The change of a true tetraploid to a double diploid would result from the two chromosomes of the two pairs having a preferential attraction». Nach den gefundenen Chromosomenbindungsverhältnissen zu urteilen scheint es jedoch im

allgemeinen wie bei *Oenothera* zu sein, dass bei triploiden Rassen Trivalenten, bei tetraploiden zwei Bivalenten vorhanden sind. Dies ist bei tetraploiden *Campanula* und *Primula sinensis* (GAIRDNER 1926) der Fall gewesen, ferner auch bei tetraploiden Hyazinthen (BELLING u. BLAKESLEE 1925, S. 24); wenn es drei Chromosomen einer Art gibt sind sie noch beisammen, wird aber die Anzahl auf vier erhöht, so verteilen sie sich in zwei Paare. Wie die Paarung zwischen den vier Chromosomen bei *Oenothera* erfolgt, ist nicht ohne weiters klar. Vielleicht ist es wie bei Tetravalentbildung vom Zufall abhängig, welche gepaart werden. Schliesslich sei erwähnt, dass eine derartige Tetravalentbildung bei tetraploiden Rassen auch im Tierreich vorkommt. SCHRADER (1925) gibt an sie bei einer tetraploiden, auch hinsichtlich der Wintereier parthenogenetischen *Daphnia*, der Männchen fehlen, gefunden zu haben, und die von SEILER bei parthenogenetischen Formen von *Solenobia* (ein Schmetterling der Fam. *Psychidæ*) gefundene Eigentümlichkeit, dass trotzdem die jungen Embryonen in ihren Kernplatten 120 Chromosomen haben das Weibchen bei den Reduktionsteilungen 30 Chromosomen zeigt, deutet er als eine Tetravalentbildung in der Meiosis.

In Blütenknospen einer Pflanze die im Herbst 1923 unter ungünstigen Witterungsverhältnissen fixiert worden sind, erfolgten bei der Reduktionsteilung zahlreiche Unregelmässigkeiten. Die Chromosomen blieben oft zurück und lagen an den beiden Polen zuweilen so zerstreut, dass an jedem eine Gruppe verschieden grosser Kerne gebildet wurde, die aber vielleicht miteinander verschmolzen (Fig. 4 *l*). Die Störungen waren während den homotypischen Teilungen stark ausgeprägt und führten zur Bildung von kleinen überzähligen Pollenzellen in den Tetraden (Fig. 5 *a*). Tetraden mit sechs Zellen waren hier keine Seltenheit. Einige Pollenzellen enthielten ausser dem normalen Kern einen Mikrocyten (Fig. 5 *b*). Vermutlich haben wir hier ein neues Beispiel für durch veränderte äussere Bedingungen hervorgerufene Störungen in normalen Verlauf der Reduktionsteilung. Ich habe auch einige PMZ-n beobachtet wo die homotypischen Kernplatten 28 statt 14 Chromosomen enthielten. Die geringe Grösse der Chromosomen stellte es ausser Zweifel, dass die normalen eine Teilung erfahren hatten. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass hierdurch 28-chromosomige Pollenkörner gebildet werden, was GATES (1915, S. 216) zu vermuten scheint. Schon bei *rubrisepala* und vielen anderen kommen ja derartige Aufteilungen der Chromosomen in den homotypischen Platten vor.

Eine Untersuchung des Pollens von *gigantea*-Pflanzen zeigte, dass dieser sehr inhomogen war, indem er aus Körnern von sehr variierender Grösse und Form bestand. Die meisten waren viereckig, andere dreieckig, zahlreiche waren abnorm, d. h. hatten mehr als vier Zwischenkörper, oder hatten die Zwischenkörper unsymmetrisch verteilt. Pollenkörner der gleichen Form hatten sehr verschiedene Grösse. Viele waren leer. Die Sterilität dürfte auf Unregelmässigkeiten in der Chromosomenverteilung beruhen.

Die Entstehung einer diploiden Form aus *gigantea* (HÅKANSSON 1924) deutet darauf hin, dass sie mitunter fertile 7-chromosomige Gameten bildet. Zur Aufklärung dieses Verhältnisses wurde folgendes Experiment vorgenommen. Unter dem Präpariermikroskop wurden aus dem Pollen dreieckige Körner von frischem Aussehen ausgewählt, in der Hoffnung dass sich eventuelle 7-chromosomige unter ihnen befinden sollten. Sie wurden dann auf die Narbe von *gigantea*-Blüten gebracht, von denen die Staubgefässe vorher entfernt worden sind. Der Versuch misslang vollkommen, indem keine gut ausgebildeten Samen erhalten wurden. Dies kann doch möglicherweise durch die besonders ungünstigen Witterungsverhältnisse, die während der Ausführung der Versuche herrschten, verursacht worden sein.

HERIBERT-NILSSON hat bei *Oe. gigantea* eine starke Variabilität nachgewiesen, u. a. in bezug auf die Blattform. Einige der Pflanzen waren dadurch abweichend, dass sie mit den *gigas*-Kennzeichen solche von *lata* oder *dependens* kombinierten. Die Annahme lag nahe zur Hand, dass die letztgenannten eine etwas abweichende Chromosomenzahl haben. Es kommen ja Unregelmässigkeiten in der Reduktionsteilung vor die zu derartigen der Anlass sein können. Ausserdem hat GATES ein schmalblättriges Individuum von »*gigas Italy*» mit 27 Chromosomen gefunden (1915), und BOEDIJN neulich (1925) eine »*gigas lata*» mit 29. Nach VAN OVEREEM soll *gigas* in bezug auf die Chromosomenzahl eine sehr starke Variation aufweisen. Von 15 im Aussehen abweichende Pflanzen hatten nämlich nur sieben 28 Chromosomen, die übrigen acht hatten entweder 26 oder 27 (1922).

Mit Ausnahme der diploiden Form haben indessen alle von mir untersuchten Pflanzen 28 Chromosomen gehabt. Vier, von denen eine *lata*-Kennzeichen hatte, habe ich früher untersucht (HÅKANSSON 1924), und die fünf im Aussehen teilweise abweichenden Pflanzen, deren Reduktionsteilung ich seither studiert habe, haben unveränderte Chromosomenzahl gezeigt. Vielleicht sind aber Chromosomenstörungen vorhanden gewesen. Die erwähnte *lata*-Form kann ihre neuen Eigen-

schaften dem Vorkommen von 5 *lata*-Chromosomen in ihren Zellen zu verdanken haben, während nur 3 einer anderen Chromosomensorte zugegen sind, weshalb die Anzahl unverändert bleibt.

OE. "GIGANTEA" DIPLOID.

1924 berichtete ich über das Vorkommen einer diploiden Pflanze unter den Abkommen von *Oe. gigantea*, über das Aussehen der Pflanze konnte aber nichts mitgeteilt werden. In HERIBERT-NILSSON'S *gigantea*-Kulturen von 1925 hatten die Pflanzen einer der ausgesäten Linien, die mit Nr. 119 bezeichnet war, ein abweichendes Äusseres. Blütenknospen von zwei Pflanzen wurden fixiert und in den PMZ-n wurden diploid 14, haploid 7 Chromosomen gezählt, in Wurzelspitzen keimender Samen 14 Chromosomen. Die diploide Form war demnach wiedergefunden. In dem Jahre 1922, als ich meine vorige Fixierung machte, trat nach HERIBERT-NILSSON die neue Form in ein paar Exemplaren im Abkommen einer isolierten *gigantea*-Pflanze auf. Sie hatte in ihrem Äusseren die meisten *gigantea*-Eigenschaften verloren, irgendwie *gigas* war sie nicht. Sie war aber nicht auf *Lamarckiana* zurückgegangen, sondern repräsentierte einen neuen stark rotpigmentierten Typus. Nach HERIBERT-NILSSON hat er immer kleinere Höhe als *Lamarckiana*, nämlich wie *gigantea*. Die Grösse der Zellen stimmte am ehestens mit der bei *Lamarckiana* überein, bei *gigantea* sind sie erheblich grösser bei *excelsa* intermediär, was durch Messen von PMZ-n während der Reduktionsteilung festgestellt wurde. Die Pollenkörner waren wie bei anderen diploiden Oenotheren dreieckig.

Es ist nur ein begrenztes Material mit Reduktionsteilungsstadien fixiert worden. Fig. 5 *d* zeigt einen Diakinesenkern der gleichwie bei *Lamarckiana* einen Ring mit 12 Chromosomen und ein an diesem aufgehängtes Doppelchromosom aufweist. In Taf. III, Fig. 4 liegt das letztere frei. Die beiden paarbildenden Chromosomen sind deutlich voneinander verschieden (vergl. S. 263). Während der heterotypischen Metaphase wurde auch das freie Paar sowie ein Ring von 12 Chromosomen, die zickzackähnlich orientiert waren, beobachtet (Fig. 5 *e*). Fig. 5 *c* zeigt einen abweichenden Diakinesenkern, indem kein Ringpaar sichtbar ist und ausserdem ist der grosse Ring an mehreren Stellen geborsten. Die normale Orientierung dürfte hier indessen durch das Bersten des Ringes nur ein wenig undeutlich geworden sein. Dieses Bild macht stark den Eindruck, dass bei den Oenotheren im Ring die homologen Chromosomen neben einander liegen. Fig. 5 *f*

zeigt die Interkinese. Die Chromosomen haben das für die Oenotheren in diesem Stadium charakteristische X-Aussehen. Zuweilen blieb ein Chromosom zurück und bildete eine Mikrocyte.

Man könnte zur Vermutung geneigt sein, dass das von *Lamarckiana* abweichende Aussehen dieser Form darauf beruht, dass ein der Chromosomen bei deren Entstehung weggefallen und durch ein anderes ersetzt worden ist, das also doppelt vorhanden sein soll. In der

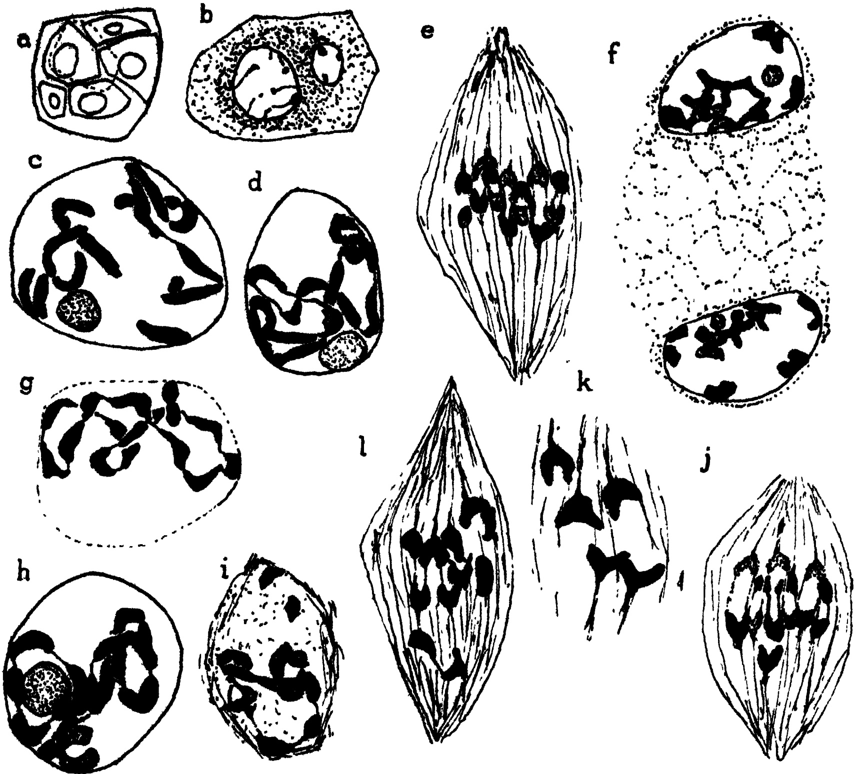


Fig. 5. *a—b:Lam. gigantea. a:* Pollentetrade (ZENKER, × 425). — *b:* Pollenzelle (ZENKER, × 1070). — *c—f: Lam. »gigantea« diploid. c—d:* Diakinese. — *e:* Heterotypische Metaphase mit Zickzackanordnung. — *f:* Interkinese. — *g—l: Lam.* × *biennis. g—h:* Diakinese. — *i:* Abnorme Chromosomenanordnung. — *j:* Heterotypische Anaphase. — *k:* Chromosomen in der Anaphase (× 3000). — *l:* Abnorme Anaphase.

Chromosomenanordnung konnte man nichts sehen das darauf hindeutete. Eine andere Möglichkeit wäre, dass *gigantea* aus *Lamarckiana* durch Bastardierung entstanden sei. Das scheint aber nach den Mitteilungen von HERIBERT-NILSSON ausgeschlossen.

Bisher ist kein Fall festgestellt worden, dass eine tetraploide Form

diploide Abkommen geliefert hat. WINKLER (1922) hat indessen an einer tetraploiden Pflanze von *Solanum nigrum* einen diploiden Zweig gefunden. Bei der Pollination von tetraploiden Rassen mit Pollen der entsprechenden diploiden hat man dagegen einigemale schon in F_1 neben triploiden Pflanzen auch diploide erhalten. So wurden bei *Datura* (wo die reziproke Kreuzung nicht gelingt) 8 diploide und 3 triploide Pflanzen erhalten (BLAKESLEE, BELLING, and FARNHAM 1923); wie die ersteren entstehen ist ungewiss. Ebenso fand GAIRDNER (1926) eine diploide Pflanze unter den mit höherer Chromosomenzahl, wenn sie die tetraploide *Campanula persicifolia* »*Telham Beauty*» mit der diploiden »*nitida*» bestäubte. Einen ähnlichen Fall hat man wahrscheinlich früher bei *Oenothera* gefunden. DE VRIES erhielt einmal aus der Kreuzung *gigas* × *Lamarckiana* einen fertilen, in den folgenden Generationen konstanten Bastarden, während der Bastard gewöhnlich stark steril ist und sehr variierende Abkommen gibt. Nach GEERTS (1911) hatte eine F_2-Pflanze diploid 14 Chromosomen. Dieser Fall ist in der Literatur sehr viel diskutiert worden. Man war der Ansicht, dass eigentlich auch hier ein gewöhnlicher triploider Bastard gebildet worden ist, der in F_2, wie gewöhnlich, u. a. auch diploide Pflanzen gab. Jetzt muss man aber eher den Forschern recht geben, die es für wahrscheinlich hielten, dass schon F_1 diploid war. Man hat die in Frage stehende Form auch als Beispiel für eine *gigas* ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl verwendet. Wie aber DE VRIES mitgeteilt hat (siehe KRANICHFELD 1917), hatte sie nur wenig *semigigas*-Eigenschaften, war also ihrem Äussern nach diploid und stimmte offenbar in dieser Hinsicht mit der hier gefundenen Form überein.

In bezug auf die Entstehung der diploiden Form kann nichts positives gesagt werden (siehe S. 280). Am ehesten wäre an eine Bildung von 7-chromosomigen Gameten bei *gigantea* zu denken, wenn man auch ein Begegnen zweier solcher bei der Befruchtung für sehr wenig wahrscheinlich halten möchte. Dass bei einer Bildung von haploiden Gameten diploide Formen beim Kreuzen von tetraploiden mit diploiden entstehen können, ist ja viel wahrscheinlicher. Hier ist aber infolge der Isolierung der Ausgangspflanze diese Möglichkeit ausgeschlossen. Irgend eine Tendenz zu Parthenogenesis ist, wie HERIBERT-NILSSON gezeigt hat, bei *Oe. gigas* nicht vorhanden (1915); vielleicht verhalten sich aber verschiedene *gigantea*-Pflanzen in dieser Hinsicht ungleich.

OE. LAMARCKIANA × BIENNIS (= OE. FALLAX).

Wie bekannt, entstehen in F_1 der Kreuzung *biennis* × *Lamarckiana* die Zwillingbastarden *læta* und *velutina*, ist dagegen *Lamarckiana* Mutterpflanze, wird ein einheitlicher, in den folgenden Generationen kaum spaltender Bastard, *Oe. fallax*, gebildet. Er hat nach RENNER die Zusammensetzung velans . rubens (der rubens-Komplex ist sehr ähnlich gaudens). Ich habe einige Pflanzen untersucht, fand aber zwischen ihnen keine Unterschiede; Diakinese und Metaphase waren aber nicht gut fixiert.

Lamarckiana hat ein freies Chromosomenpaar, *biennis* dagegen keines sondern alle Chromosomen bilden zwei Ringe die resp. 6 und 8 Chromosomen enthalten (CLELAND 1923, EMERSON 1924), zuweilen waren diese unter Bildung eines grossen Ringes vereinigt (CLELAND 1923, auch DAVIS 1911). Beim Bastarden wurde jedoch die *Lamarckiana*-Anordnung wiedergefunden, also ein grosser Ring mit 12 Chromosomen und ein ringformiges Doppelchromosomenpaar, das am Ring aufgehängt oder frei ist (Fig. 5 *g* und *h*). Wahrend der Metaphase und zu Beginn der Anaphase wurde die gleiche Anordnung beobachtet und die Chromosomen im Ringe waren zickzackähnlich geordnet (Taf. III, Fig. 5). Die Anaphase, ein Stadium, das man bei *Oenothera* wahrscheinlich wegen des raschen Verlaufes nicht so oft antrifft, war hier gut fixiert (Fig. 5 *j*). In der Mitte der konvexen Seite des Chromosoms befestigen sich die Spindelfasern, und wahrend der Anaphase ist das Chromosom hier mit einer kleinen Spitze versehen, die fruher nicht sichtbar gewesen ist, ganz als ob das Chromosom hier lokal einer ziehenden Kraft ausgesetzt wurde (Fig. 5 *k*). Ob diese Kraft eine »Zugfaser» ist, oder ob das was hier in den Präparaten als Spindelfasern erscheint nur Kunstprodukte sind, vielleicht Strömungen im Zytoplasma anzeigend — wie jetzt viele gestützt auf die Mikrodissektionsresultate glauben — sei dahingestellt. Zuweilen konnten Abweichungen in der Anaphase beobachtet werden. Fig. 5 *l* zeigt wie ein Chromosom mit seinem Nachbar zu einem Pol gezogen worden ist trotzdem es gegen den anderen orientiert gewesen ist; es wandert also mit der Konkavität voraus

Nur selten blieb ein Chromosom während der heterotypischen Teilung zurück. Die homotypischen Teilungen waren sehr regelmässig, die bei Artbastarden häufigen Störungen kamen nicht vor und *Oe. fallax* ist in bezug auf den gröberen Verlauf der Reduktionsteilung ebenso normal wie *Lamarckiana*. Welche Bedeutung einige ab-

weichende Diakinesenbilder (Fig. 5 *i*) oder die Unregelmässigkeiten bei der Anaphase haben, kann noch nicht gesagt werden.

An diesem Bastard wurde eine Beobachtung gemacht die auf die Entstehung der *gigas*-Typen Licht wirft. In einem Pollenfach, in dem die PMZ-n sich in heterotypischer Metaphase befanden, lag eine kleine Gruppe von acht PMZ-n die tetraploid waren; auch sie befanden sich im Metaphasenstadium. Sie hatten beträchtlichere Grösse als die umgebenden diploiden PMZ-n (Taf. III, Fig. 8) und stimmten in Grösse mit den PMZ-n bei *gigantea* überein, was durch Messungen festgestellt wurde. Da sie alle beisammen lagen, haben sie offenbar eine gemeinsame Herkunft, die Chromosomenverdoppelung ist in somatischen Zellen während den Teilungen im Archespor erfolgt und die hierbei gebildete tetraploide Zelle hat mindestens drei Teilungen erfahren. Es gibt keine Ursache zur Annahme, dass die Reduktionsteilung nicht normal verläuft und 32 diploide Pollenkörner gebildet werden sollen, da die PMZ-n wie im gleichen Stadium bei *gigantea* aussahen. Es war demnach grosse Aussicht für die Entstehung einer *semigigas* vorhanden. Es soll erwähnt werden, dass man in der allerletzten Zeit bei Artkreuzungen mehrmals die Entstehung von tetraploiden Formen beobachtet hat.

In bezug auf die Entstehung von *gigas*-Typen bei den Oenotheren haben sich die verschiedenen Forscher schliesslich zu einem Anschluss an die Theorie von STOMPS geeinigt, dass sie nämlich auf die Bildung von diploiden Gameten beruht, die beim Verschmelzen mit normalen *semigigas*, miteinander *gigas* geben. Wann die Chromosomenverdoppelung geschehen ist, wusste man dagegen nicht, vor allem weil die in Rede stehenden Zellen nur einmal beobachtet worden sind, nämlich von GEERTS (1909) der bei *Lamarckiana* 2 EMZ-n mit 28 Chromosomen gesehen hat. STOMPS ist noch in seiner letzten Veröffentlichung (1925) der Ansicht, dass die Chromosomenverdoppelung nach der Reduktion erfolgt. Er führt die Beobachtung von BLAKESLEE, BELLING und FARNHAM (1923) an *Datura* hierfür als »une preuve directe» an. Diese Forscher hatten nämlich nach dem Genotypus einiger tetraploiden Pflanzen geschlossen, dass die Pflanzen entweder durch eine Chromosomenverdoppelung nach der Befruchtung gebildet werden müssten, oder wenn sie aus diploiden Gameten entstanden seien, so muss die Chromosomenverdoppelung nach der Reduktion erfolgt sein. STOMPS übersieht indessen dass diploide Gameten bei verschiedenen Arten ja auf verschiedene Weise gebildet werden können, und vermutlich auch bei derselben Art. RENNER (1917) hat hervorgehoben,

dass die Konstitution von *Oe. gigas* eher (gaudens + velans) . (gaudens + velans), die von *semigigas* (gaudens + velans).gaudens oder (gaudens + velans) . velans, ist, was ja der Fall sein soll wenn die Verdoppelung vor der Reduktion erfolgt, als (gaudens + gaudens) . (velans + velans), was der Fall sein soll, wenn die Verdoppelung nachher geschieht.

Bei Artbastarden wurde in letzterer Zeit oft die Bildung von Gameten mit verdoppelter Chromosomenzahl beschrieben. Es hat sich aber fast immer um Störungen während der Reduktionsteilung gehandelt. Man hat ihre Entstehung nicht als Folge von unregelmässigen somatischen Teilungen beobachtet. Solche sind jedoch nicht selten. Indessen haben RANDOLPH und MCCLINTOCK neulich (1926) bei *Zea Mays* in einigen Fällen in den Pollenfächern einige wenige PMZ-n mit verdoppelter Chromosomenzahl gesehen, deren Anwesenheit »must be due to abberations occurring in late premeiotic divisions», und die wahrscheinlich den Ursprung einer gefundenen triploiden Mais-Form bilden. MORGAN, BRIDGES und STURTEVANT (1925 a, S. 162) berichten auch über das Vorkommen von tetraploiden Zellen unter den Oogonien von *Drosophila*, die wohl zur Bildung von diploiden Eiern führen, die dann nach Befruchtung triploide Fliegen geben.

Von gewissem Interesse ist die Chromosomenbindung in derartigen tetraploiden PMZ-n. Es schien als ob alle Chromosomen miteinander vereinigt wären, was ja bei *gigantea* oft der Fall war. Es ist jedoch schwierig in einem derartigen Chromosomengewimmel eventuelle freie Paare zu sehen. Solche können ja vorhanden gewesen sein.

ALLGEMEINER TEIL.

METASYNDESE UND CROSSING-OVER.

Obgleich die Chromosomenpaarung während der Meiosis bei der Mehrzahl der Organismen nach dem Parasyndese-Schema zu erfolgen scheint — man hat sogar behauptet, dass dies sicherlich die einzige vorkommende Art der Konjugation ist — gibt es bei den Oenotheren in Übereinstimmung mit dem was wir und die Mehrzahl der Forscher gefunden haben, Metasyndese oder end-to-end Bindung. Ich habe die Reduktionsteilung bei *Godetia*, die ja *Oenothera* nahe steht, eingehend untersucht (1925), und dort scheint dagegen, nach allem zu urteilen, Parasyndese zu herrschen. Die heterotypische Prophase zeigt allerdings viele Ähnlichkeiten mit der bei *Oenothera*, und auch die schliesslich gebildeten Doppelchromosomen haben ein ähnliches Aussehen, aber in zwei Hinsichten sind Verschiedenheiten vorhanden. Bei

Godetia tritt vor der Synapsiskontraktion eine mehr oder weniger deutliche Paarung der Fäden auf, die den Eindruck einer beginnenden Paarung homologer Chromosomen macht, während bei *Oenothera*, nach der übereinstimmenden Ansicht der Forscher, derartige Erscheinungen nicht auftreten. Ferner wird bei *Godetia* einige Zeit nach der Synapsis der dicke Pachynemafaden in die haploide Anzahl Segmente aufgeteilt, deren Längshälften in der Regel stark auseinander weichen und die, wie es scheint, direkt zu Doppelchromosomen verkürzt werden. Im Gegensatz hierzu verbleibt bei den Oenotheren der Pachynemafaden in der Regel zum grössten Teil ungeteilt und wird direkt in einen Ring von Chromosomen verwandelt; die Längsspaltung ist wenig hervortretend und zeigt, wenn sie sichtbar ist, die auch bei *Godetia* zu beobachtende homotypische Spaltung. Auch wenn, wie bei *rubrisepala*, mehrere Doppelchromosomen gebildet werden, verläuft die Prophase auf die gleiche Weise, und die Doppelchromosomen sind nach Zusammenlegen der Schenkeln der Fadenschleifen zuerst oft zusammenhängend oder am Ring aufgehängt (so auch wenn vollständige Paarung herrscht, wie bei *Oe. grandiflora*, DAVIS 1909).

Auf ähnliche Weise scheint die Chromosomenbildung bei *Tradescantia* zu erfolgen. An diesem zytologisch oft untersuchten Objekt, wo einige Forscher Meta-, andere Parasyndese gefunden haben, hat SANDS (1925) die Chromosomenbildung während der heterotypischen Prophase mit Mikrodissektion studiert und gefunden, dass der Pachynemafaden durch Einschnürungen in eine Kette von Chromosomen verwandelt wird, die vor der Auflösung der Kernmembran zerfiel, bei *T. Rhoeas* aber bis zur Metaphase bestehen blieb, also ganz wie bei *Oenothera*. Auch an anderen Objekten hat man eine, wenngleich zufälligere, Verkettung der Chromosomen beobachtet.

Ungeachtet der metasyndetischen Chromosomenpaarung gibt es jedoch während dem »second contraction», bei Formen wo diese stark ist, Möglichkeit zum Substanzaustausch (siehe S. 262). Man kann doch davon ausgehen, dass dies seltener vorkommt als bei der parasynaptischen Chromosomenkonjugation, wo die homologen Chromosomen lange side-to-side liegen. Bei *Godctia* ist das normale Vorkommen eines recht hohen Prozents (14,3) crossing-over in einer Koppelungsgruppe nachgewiesen worden (RASMUSON 1921). Bei den ringbildenden Formen von *Oenothera* dürfte es so selten vorkommen, dass crossing-over als eine Mutation erscheint. So könnte man vielleicht die *sulfurea*-Mutation von *biennis* deuten, die ab und zu in für diesen Faktor (*sulfurea ss*, normal *Ss* oder *SS*) heterozygotischen Linien auf-

tritt (siehe OEHLKERS 1924, ferner S. 297). Öfter hat man crossing-over in freien Chromosomenpaaren zu erwarten, vielleicht besonders in solchen Paaren die früh vom Ring losgelöst werden und nicht eine Zeit an demselben oder an anderen Paaren hängen bleiben (siehe *rubrisepala*). Eine Koppelungsgruppe mit vier Faktoren hat auch RENNER (1925) bei seinen Artkreuzungen gefunden, die sich normal mit crossing-over im Sinne MORGAN'S verhalten sollte; sie entspricht SHULL'S Chromosom I. Einige der von SHULL in diesem Chromosom lokalisierten Faktoren, erwiesen sich indessen nach RENNER in einigen Kreuzungen als frei. Wahrscheinlich hat also SHULL zu dieser Koppelungsgruppe Fälle von Chromosomenkoppelung gestellt (d. h. Koppelung zwischen verschiedenen Chromosomen).

CHROMOSOMENKOPPELUNG.

Besonders frappierend ist bei der Reduktionsteilung der Oenotheren die bestimmte Anordnung der Chromosomen, die man während der Diakinese und Metaphase vorfindet, so bei *Lamarckiana* einen Ring von 12 Chromosomen und ein Doppelchromosom. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit den von CLELAND überein, während andere Forscher allerdings sagen, dass die Chromosomen miteinander zusammenhängen, aber nicht die Konstanz der Anordnung hervorheben, sondern gerne davon sprechen, dass »occasionally» Paare gebildet werden, oder dass die Anzahl von Paaren in den verschiedenen PMZ-n variiert. Ferner habe ich gleichwie CLELAND gefunden, dass der Chromosomenring auch während der Metaphase bestehen bleibt, dass in diesem die nebeneinander liegenden Chromosomen gegen verschiedene Pole orientiert werden, wodurch der Ring gegen die Anaphase ein zickzackähnliches Aussehen erhält und eine sehr regelmässige Verteilung der Chromosomen stattfindet. Deutlich tritt dies nur in gut fixiertem Material hervor. In dieser regelmässigen Verteilung kamen auch Störungen vor, bei einigen Formen waren sie sehr häufig, und traten gerne in etwas pathologischem, z. B. spät im Herbste fixiertem Material auf. Durch diese erhalten sicherlich viele Pollenkörner ungeeignete Chromosomenkombinationen oder -zahlen und gehen zugrunde. Die meisten Oenotheren haben ja einen hohen Prozent sterilen Pollen und wie sich aus den von BOEDIJN (1925) erhaltenen Sterilitätszahlen ergibt, sind diese bei Formen mit guter Chromosomenpaarung niedrig (*deserens*, *blandina*, *Hookeri*, weniger *grandiflora*; letzteres beruht aber vielleicht darauf, dass DE VRIES' Form nicht die gleiche Chromosomenanordnung hat wie die von DAVIS untersuchte

amerikanische *grandiflora*), während sie bei den ringbildenden gross sind.

Bei *Lamarckiana* gibt es ein Paar homologe Chromosomen die während der Diakinese und Metaphase ein Ringpaar bilden, wogegen die anderen 12 wahrscheinlich stärker verschieden sind. Trotzdem muss man auch in bezug auf sie in gewissem Sinne von homologen Chromosomen sprechen, ungefähr in gleichem Sinne wie bei Artbastarden. Bei einigen solchen pflegen während der Diakinese nur Doppelchromosomen gebildet zu werden, bei anderen sind die Chromosomen ungepaart; einen Übergang bildet eine dritte Gruppe (beispielsw. *Godetia*), wo eine etwas variierende Anzahl Doppelchromosomen gebildet wird. Im letztgenannten Fall gibt es offenbar Homologen, wenngleich ihre Affinität so geschwächt ist, dass sie in der Diakinese und Metaphase oft voneinander getrennt sind. Bei *Drosophila* hat man bei anderen Arten die früher bei *melanogaster* angetroffenen Koppelungsgruppen teilweise wiedergefunden, die auf das Vorkommen von in gewissem Masse homologen Chromosomen hinweisen.

Man kann ruhig annehmen, dass im Ring homologe Chromosomen neben einander liegen. Wir haben nämlich in mehreren abweichenden Figuren eine paarweise Anordnung von Chromosomen gesehen (Fig. 1 *j* und 5 *c*), bei *rubrisepala* liegen die paarbildenden Chromosomen neben einander, und gleichwie bei *franciscana* (CLELAND 1922) scheinen die verschiedenen Paare im Ringe eine bestimmte Lage gehabt zu haben. Homologe Chromosomen werden also während der Anaphase immer voneinander getrennt, und wie in der Einleitung erwähnt worden ist, hat CLELAND hervorgehoben, dass die durchgängige Zickzackorientierung am ehesten auf eine regelmässige Chromosomenanordnung in den Paaren hindeutet, zufolge deren die Chromosomen *ABCDEF* zum einen, *abcdef* zum anderen Pol gehen. Die theoretischen Schlusssätze CLELAND's über dieses Verhalten der Chromosomen während der Reduktionsteilung sind nur in einem wenige Zeilen umfassenden Resumé eines Vortrages angegeben (1924 b): Die Ringbildung entsteht durch die Heterozygotie oder durch den balanzierten letalen Zustand; das Vorkommen von nur 2 Arten Gameten und die starke Koppelung beruht auf dem Verhalten der Chromosomen während der Anaphase, crossing-over dürfte auf Unregelmässigkeiten in der heterotypischen Anaphase zurückzuführen sein.

Man soll demnach erwarten, dass man bei solchen Formen, deren Eigenschaften beim Kreuzen im Komplex vereinigt sind, Chromosomen in Ringbildung antrifft, während freie Mendelspaltung mit freien

Chromosomenpaaren in Beziehung steht. Vieles deutet darauf hin, dass ein solches Verhältnis wirklich vorkommt. *Sulfurea*-gefärbte Blüte spaltet wie rezessiv bei *franciscana* (wo es freie Paare gibt), bei *biennis*, wo es keine Paare gibt, verbleibt der Bastard aber konstant (EMERSON 1924). OEHLKERS hat neulich (1926) einen Beleg für die Sache geliefert. Bei der Kreuzung zwischen *Oe. suaveolens* und *Oe. strigosa* (beide mit zusammenhängenden Chromosomen) zeigte der eine Bastard, *flava*, freie Mendelspaltung mehrerer Faktorspaare, und hatte in der Diakinese 7 freie Paare, der andere, *albata*, keine Spaltung und die Chromosomen bildeten in der Diakinese Ketten. Man kann jedoch OEHLKERS nicht beipflichten wenn er behauptet, dass weil *flava* freie Gemini hat, die Verkettung der Chromosomen der Oenotheren nicht auf Bastardierung beruht. In dem Bastard *flava* ist ja der Komplex stringens mit den Chromosomen zusammengekommen die flavens bilden, und hier kann ja zwischen homologen Chromosomen eine grössere Affinität vorhanden sein als zwischen den in den Komplexen, die *Oe. strigosa* und *Oe. suaveolens* bilden. Bei Kreuzungen zwischen Bastarden können ja Chromosomen mit grosser Verwandtschaft zusammenkommen. Und nichts hindert das Heterozygotie Ringbildung hervorrufen kann und diese dann die Heterozygotie konstant macht. Eine Andeutung, dass die Chromosomen in Bastarden die Tendenz haben in Ketten zusammenzuhängen, habe ich in der Gattung *Godetia* gefunden, obwohl dort die Chromosomenpaare nach der Auflösung der Kernmembran frei waren und eine *Oenothera*-Verteilung der Chromosomen gar nicht vorkam (HÅKANSSON 1925). Bis auf weiteres ist es wohl am einfachsten anzunehmen, dass die Chromosomen bei *Oenothera* wie bei anderen Organismen, wenn sie ziemlich nahe verwandt sind, Gemini bilden; ist die Affinität geringer, werden keine Paare gebildet, sondern die Chromosomen hängen miteinander unter Bildung eines grösseren Ringes zusammen, sie verbleiben nicht frei und ungepaart wie bei anderen Artbastarden. Die Affinität ist jedoch so gross, dass die Homologen in der Prophase konjugieren und infolge dessen in dem Ring neben einander liegen.

Dass die Chromosomen während der Reduktionsteilung nicht frei kombiniert werden ist in geringerem Masse auch von anderen Organismen bekannt. Bei gewissen Insekten ist es gut bekannt, dass das Geschlechtschromosom während der Reduktionsteilung an einem der Autosomen befestigt ist und mit diesem geht. Nach KIHARA und ONO (1925) besteht der Geschlechtschromosomenkomplex bei Männchen von *Rumex acetosa* aus einem grossen *M*-Chromosom und 2 kleineren, m_1

und m_2, von denen die beiden letzteren in der Meiosis immer zum gleichen Pol wandern. Bei *Drosophila* sollen die genetischen Beobachtungen darauf hindeuten, dass die Chromosomen bei der Meiosis in triploiden Weibchen nicht willkürlich verteilt werden, sondern Geschlechtszellen mit 2 *X*-Chromosomen und einem Satz Autosomen oder mit 1 *X*-Chromosom und 2 Sätzen Autosomen sollen 6 ½ Mal so oft gebildet werden wie solche mit 1 *X*-Chromosom und einem Satz Autosomen oder 2 jeder Art (MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925 b, S. 287). Es fragt sich jedoch ob man im letztgenannten Fall nicht die Möglichkeit in Betracht ziehen soll, dass die Verteilung willkürlich erfolgt, dass aber einige Chromosomenkombinationen weniger vital sind als andere.

Bei *Oenothera Lamarckiana* nehmen wir demnach an, dass der grosse Chromosomenring aus zwei Chromosomenkomplexen besteht, gaudens, dessen sechs Chromosomen wir *ABCDEF* nennen, und die velans-Chromosomen *abcdef*, wozu erwähnt sei, dass der Unterschied zwischen *A* und *a* grösser als bei reinen Arten sein dürfte. Im Ring wechseln gaudens- und velans-Chromosomen miteinander ab, die Anordnung ist immer *AaBbCcDdEeFf*, und während der Anaphase werden, dank dem durchweg zickzackförmigen Ring, die beiden Gruppen von einander getrennt. Das freie Chromosomenpaar enthält den Rotnervigkeitsfaktor *R*, also die Allelomorphe *Rr*. Wir können diese Chromosomen, die einander wahrscheinlich ähnlicher sind als den anderen, mit *G* und G_1 bezeichnen. *R* wird nämlich nach den Angaben mehrerer Forscher (siehe HERIBERT-NILSSON 1920 b) frei zwischen gaudens und velans ausgetauscht. Andere sich frei verhaltende Faktoren sind bei *Lamarckiana* nicht gefunden worden; diese bildet demnach vier Arten von Gameten. Dass *R* in dem freien Paar zu lokalisieren ist ergibt sich daraus, dass nach RENNER (1925) *R* bei *Oe. muricata* fest an den rigens-Komplex gekoppelt ist, bei *Oe. biennis* an rubens; ein Übertritt von dem einen Komplex in den anderen findet hier nicht statt. Aber bei *muricata* hat CLELAND gezeigt (1923), dass es kein freies Paar gibt, sondern alle Chromosomen bilden einen einzigen Ring, wie ja auch *biennis* kein freies Chromosomenpaar hat.

Die bei der Befruchtung gebildeten Chromosomenkombinationen *AABBCCDDEEFF* und *aabbccddeeff* sind nicht lebensfähig und nur als leere Samen vorhanden. Nur die Heterozygoten *AaBbCcDdEeFf* entwickeln sich und bilden abermals die gleichen Geschlechtszellen. In bezug auf *Rr* ist es, wie HERIBERT-NILSSON zuerst hervorgehoben hat und woran RENNER später bestimmt festgehalten hat, so, dass die

homozygotische *RR* nicht lebensfähig ist — diese Zygoten werden eliminiert; *Rr* und auch die rezessive Homozygote *rr* werden dagegen entwickelt. Ob *R* ein Letalfaktor ist oder ob die Chromosomenkombination *GG* nicht realisiert werden kann, sei dahingestellt. Hinsichtlich der gaudens- und velans-Chromosomengruppen braucht man wohl nicht anzunehmen, dass jeder von ihnen mit einem zygotisch letalen Faktor gekoppelt ist, sondern zwei der bei der Befruchtung gebildeten Chromosomenkombinationen sind ganz einfach nicht lebensfähig.

Von den spontanen *Oenothera*-Formen kennt man die Chromosomenanordnung bei *muricata*, die einen Ring von 14 hat, *biennis* mit 2 Ringen oder einem einzigen alle Chromosomen umfassenden (CLELAND 1923), *strigosa*, *Cockerelli* und *suaveolens*, mit einem oder vielleicht mehreren grossen Ringen (OEHLKERS 1926). Bei diesen Formen scheinen keine freien Paare vorhanden zu sein, aber auch nicht wie bei *Lamarckiana* Faktoren, die regelmässig von einem zum anderen Komplex übergehen (RENNER). Sie sind heterozygotisch, haben hohe Pollensterilität (BOEDIJN 1925), die beiden Komplexe, die diese spontanen Formen bilden, sind nach RENNER sehr konstant, keine Spaltungen findet statt. Ungefähr der gleiche Chromosomenkomplex kann bei verschiedenen Arten vorkommen, so albicans bei *Oe. biennis* und *Oe. suaveolens*, rubens bei *Oe. biennis* zeigt grosse Ähnlichkeit mit gaudens. Bei den meisten dieser Formen besteht die Eigentümlichkeit, dass der eine der beiden haploiden Chromosomenkomplexe die Pollenkörner, in die er gelangt, tötet. In den Embryosäcken fungiert im Gegenteil der andere, aber nach RENNER (1925) ist der im Pollen aktive Komplex in den Embryosäcken nicht rein letal, sondern in der Samenanlage entsteht oft eine Konkurrenz zwischen der obersten und untersten Makrospore, in welcher die den aktivsten Komplex enthaltende in den meisten Fällen, aber nicht immer siegt. So werden bei *Oe. muricata* eine geringe Anzahl von curvans-Embryosäcken gebildet und die Heterogamie ist nicht rein. Hierauf beruht die Entstehung von sogenannten metaklinen Bastarden. Mehrere Forscher nehmen bei heterogamen Oenotheren gerne Gamet-Letalfaktoren an, ein eizellenletalen (gynoletalen) tötet in der Samenanlage die eine, und ein pollenletalen (androletalen) im Pollen die andere Gametensorte (DE VRIES, SHULL). Diese Auffassung ist jedoch zurückgewiesen worden (RENNER u. a.), und es verhält sich wohl so, dass die verschiedenen Chromosomenkomplexe in Pollenkörnern und Makrosporen ungleich vital sind, wobei schwache Vitalität im Pollen die vollständige Elimi-

nation der entsprechenden Gameten verursacht. Die Komplexe albicans und rigens hat RENNER im Pollen nie aktiv gefunden.

Andere spontane Formen haben gute Chromosomenpaarung, so *Hookeri* (SCHWEMMLE 1924) und amerikanische *grandiflora* (DAVIS) mit 7 Doppelchromosomen, *franciscana* mit 5 und einem Ring von 4 (CLELAND). Diese werden jedoch für homozygotisch gehalten und ihr Pollen hat fast gar keine sterilen Körner; tote Samen sind selten (siehe LEHMANN). *Hookeri* hat zwei ganz gleiche haploide Komplexe (RENNER); über diese weiter unten.

RENNER hat gezeigt, dass die bei spontanen Formen konstanten Komplexe bei der Bastardierung ihre Konstanz verlieren können und mendelnde Faktoren von ihnen abgetrennt werden. Dies beruht also wahrscheinlich darauf, dass früher in den Ring eingefügte Chromosomenhomologen jetzt als freie Paare auftreten, vielleicht aus dem Grunde weil sie mit Homologen im neuen Komplex näher verwandt sind. Dass Verkettung von Chromosomen und ausgebliebene Spaltung Hand in Hand gehen, zeigte OEHLKERS in oben referierter Untersuchung. Andere Bastarden sind in bezug auf Chromosomenkoppelung nicht untersucht und dies wird wohl die nächste Aufgabe der Forschung sein. *Oe. fallax* (velans . rubens) ist ein — wie in der Literatur hervorgehoben wird — konstanter Bastard, der aber nach Blütengrösse spaltet (wobei die *biennis*-Blüte dominiert), ausserdem werden aber auch weissnervige Individuen abgespalten (HERIBERT-NILSSON, RENNER). Wir sahen bei *fallax* die Chromosomenverhältnisse von *Lamarckiana*, und es ist ja am wahrscheinlichsten, dass auch hier der Rotnervigkeitsfaktor im freien Paar liegt. Wie es scheint verlangt aber die Abspaltung von *Lamarckiana*-Blüten dass sich noch ein weiteres Paar von Chromosomen wie frei verhält. Denn wenn dieser rezessive Faktor stets an die velans-Chromosomen gebunden wäre, könnte er ja nicht als Homozygot realisiert werden wenn immer nur die Kombination velans . rubens realisiert wird. Ob die beobachteten Unregelmässigkeiten diese Spaltungsverhältnisse erklären können, müssen nähere Untersuchungen an grösserem Material zeigen.

Die faktorielle Analyse der Oenotheren ist ja trotz der ungeheueren Literatur nicht sehr weit vorgeschritten. HERIBERT-NILSSON, RENNER, SHULL, DAVIS, COBB und BARTLETT, OEHLKERS u. a. haben jedoch wichtige Beiträge zu derselben geliefert. RENNER ist es nun (1925) bei seinen Artkreuzungen gelungen 5 Gruppen von Faktoren zu isolieren, die hierbei auf fünf der sieben Oenotherenchromosomen lokalisiert wurden. Eine Gruppe umfasste vier Faktoren mit Faktorskoppelung

und crossing-over. Sie entspricht nach ihm SHULL's Chromosom I (siehe oben). RENNER lässt es unentschieden, inwiefern entsprechende Chromosomen der verschiedenen spontanen Typen homolog sind. SHULL (1925) hat bei der Kreuzung verschiedener Mutanten mit *Lamarckiana* ausser der grossen Koppelungsgruppe zwei kleinere gefunden, die eine mit *brevistylis*-, die andere mit *vetaurea*- und *supplena*-Blüten. Letzteres kann noch kein Beweis gegen die Übereinstimmung zwischen der Anzahl Chromosomen- und Koppelungsgruppen bei *Lamarckiana* sein, denn die Chromosomen sind bei den letztgenannten Formen nicht untersucht. Da sie meistens aus *rubricalyx*-Kreuzungen kommen, ist ja das Vorkommen mehrerer freien Chromosomenpaare wahrscheinlich. Das Vorkommen von normalen Spaltungszahlen in bezug auf die Faktoren der dritten Koppelungsgruppe, was dahin gedeutet wird, dass ihr Letalfaktoren fehlen, spricht auch für bessere Paarung.

DIE ENTSTEHUNG DER 14-CHROMOSOMIGEN MUTANTEN.

Eine der hier untersuchten hatte vier freie Paare, nämlich *rubrisepala*. Wir können uns ihre Entstehung aus *Lamarckiana* folgendermassen vorstellen. Durch Unregelmässigkeiten in der Anaphase erfolgte ein Austausch von Chromosomen, sodass die Chromosomen *ABCdef* zu dem einen Pol, *abcDEF* zu dem anderen gingen (bei der folgenden Besprechung sehen wir meist vom freien Chromosomenpaar ab). Der letztere Gamet bildet beim Verschmelzen mit einem velans-Gameten (*abcdef*) die Zygote $aabbccDdEeFfGG_1$, und diese dürfte bei ihrer Reduktionsteilung vier freie Paare (aa, bb, cc und GG_1) sowie den Ring *DdEeFf* bilden. Der Überschuss an velans-Chromosomen gibt sich in der starken Ausbreitung der roten Farbe zu erkennen. *Rubrisepala* stimmt, wie erwähnt, in der Chromosomenanordnung mit den sogen. Halbmutanten *rubrinervis* und *rubricalyx* überein. Dass zwei durch Chromosomenaustausch zusammengeführte identische gaudens- oder velans-Chromosomen nicht am Ring teilnehmen, sondern eher freie Paare bilden, wenn nämlich die homologen velans- bzw. gaudens-Chromosomen nicht vorhanden sind, erscheint in hohem Grade wahrscheinlich, so wenn man an die Tendenz zur Paarbildung und Trivalentenbildung denkt, die bei der triploiden Form vorkam, wenn sich auch hier wegen der Anwesenheit korrespondierender Chromosomen vom anderen Komplex die ringbildenden Kräfte geltend machen konnten. Bei den tetraploiden Formen waren diese offenbar ganz dominierend. Auch bei dem trisomen *dependens* sahen wir ein neues

Paar im Ringe eingefügt. Man kann sich aber erst nach der Untersuchung mehrerer Halbmutanten und deren Kreuzungsprodukte eine Auffassung darüber bilden, ob ein wahrscheinlicher Chromosomenaustausch immer mit Paarbildung Hand in Hand geht.

Die Erblichkeitsverhältnisse der Halbmutanten sind in letzterer Zeit von DE VRIES studiert worden. Ihre hervorragendste Eigentümlichkeit ist, dass sie in ihren Nachkommen zu ungefähr $^1/_3$ einen sogen. homozygotischen Mutanten haben. Gegenwärtig sind mehrere Halbmutanten mit entsprechenden homozygotischen Mutanten bekannt. Als ein Beispiel sei *rubrinervis* mit *deserens* angeführt. Nach DE VRIES (1919) entsteht *rubrinervis* aus *Lamarckiana* dadurch, dass gaudens (DE VRIES benützt læta und velutina als Bezeichnung für gaudens und velans) zu deserens mutiert, indem es u. a. den Letalfaktor verliert. Durch Verschmelzen von deserens und velans wird *rubrinervis* gebildet. Sie bildet die Gameten deserens und velans und ihr Nachkommen besteht zu $^1/_4$ aus leeren Samen (velans . velans) — während ja *Lamarckiana* $^2/_4$ leere hatte —, $^2/_4$ *rubrinervis* (deserens . velans) und $^1/_4$ *deserens* (deserens . deserens), die homozygotisch ist, hat keinen sterilen Pollen und keine leere Samen. Letale Faktoren enthält sie nicht, sie besteht also nach DE VRIES aus zwei mutierten gaudens-Gameten.

Nun hat indessen CLELAND gefunden, dass *deserens* 7 freie Paare hat, und man kann daher meiner Ansicht nach ihre Entstehung folgendermassen erklären. *Rubrinervis* entsteht aus *Lamarckiana* auf die gleiche Weise wie *rubrisepala* durch Chromosomenaustausch. Wir nehmen an, dass sie die Chromosomen $aabbccDdEeFfGG_1$ hat. Sie bildet, wenn wir von GG_1 absehen, die drei freien Paare (gefunden von CLELAND) *aa*, *bb* und *cc*, und die Gameten *abcDEF* und *abcdef* (falls im Ring Zickzackanordnung vorhanden ist). Bei Selbstbefruchtung wird zu $^1/_4$ die Chromosomenkombination $aabbccddeeff =$ leere Samen, wie bei *Lamarckiana*, gebildet, $^2/_4$ $aabbccDdEeFf =$ *rubrinervis* und $^1/_4$ $aabbccDDEEFF =$ *deserens*. Hierdurch werden die sieben freien Chromosomenpaare der letzteren erklärt. Sie hat sowohl gaudens- wie velans-Chromosomen. Sie bildet offenbar nur eine Art von Gameten (wenn in GG_1 kein Allelomorphenunterschied vorhanden ist), ist demnach, wie DE VRIES angibt, homozygotisch. Dass der Pollen ganz fertil ist, wird auch erklärt, gleichwie dass keine Samen leer sind, da ja nur eine Art von Zygoten gebildet wird. Der Umstand, dass *deserens*, wie DE VRIES gefunden hat, dort, wo *Lamarckiana* Zwillingbastarden bildet, einheitliche bildet, beruht natürlich auf der Bildung von nur einer Art Gameten. *Rubrinervis* gibt dagegen noch Zwilling-

bastarden, doch soll *læta* hier mehr *velutina* ähnlich sein (RENNER 1917, S. 267), was mit der Annahme eines Chromosomenaustausches stimmt, sodass in beiden Gametentypen velans-Chromosomen vorhanden sind. Die von DE VRIES (1925 a) gefundene homozygotische Mutante *blandina*, entstanden durch Vermittlung von *problandina*, verhält sich in bezug auf Pollen, Bastardbildung u. a. ganz wie *deserens*; auch sie hat nach CLELAND 7 freie Paare. Sie ist wahrscheinlich auf eine ähnliche Art wie *deserens* entstanden. Da sie dem Zwillingbastarden *velutina* gleicht — was DE VRIES zur Annahme veranlasste, dass sie aus 2 velans-Gameten entstanden sei die nur den Letalfaktor verloren haben — kann man als gegeben annehmen, dass die Chromosomen die den Phänotypus des velans-Komplexes bedingen, vorhanden sind.

Nach DE VRIES hat sowohl *deserens* wie *blandina* das Mutationsvermögen verloren. Man dürfte annehmen können, dass das Mutieren bei *Lamarckiana* und anderen spontanen Formen u. a. auf einem Austausch zwischen den beiden Chromosomenkomplexen beruht; in gewissen Fällen ist es der Austausch von homologen Chromosomen (siehe oben), in anderen Fällen vielleicht crossing-over zwischen homologen Chromosomen in den zwei Komplexen. Es ist klar, dass diese beiden Prozesse bei den zwei in Rede stehenden Formen ohne Wirkung verbleiben, da ihre Chromosomenpaare aus ganz identischen Chromosomen bestehen. *Oe. Hookeri*, die 7 Chromosomenpaare hat, dürfte eine ähnliche Chromosomenzusammensetzung aufweisen (vielleicht auf ähnliche Weise entstanden). Sie besitzt auch kein Mutationsvermögen, und ihre beiden Komplexe sind nach RENNER ganz identisch. Es wird demnach wie bei den homozygotischen Mutanten, wegen der völligen Identität der gepaarten Chromosomen, nur eine Art von Gameten gebildet. Es ist wohl zu vermuten, dass die aus *rubricalyx* hervorgegangene homozygotische *latifrons* auch vollständige Paarung hat.

Bei den Halbmutanten deutet also die geänderte Chromosomenanordnung auf einen Chromosomenaustausch zwischen den beiden Komplexen. RENNER hat (1925, S. 137) angenommen, dass die Entstehung der *nanella*-Mutante bei *Lamarckiana* darauf beruhen kann, dass der Faktor *n* von gaudens auf velans übergeht (*Lamarckiana* hat also *N* bei velans und erst durch Austausch kann die rezessive Homozygote *nn* realisiert werden). Ähnlich soll sie bei *biennis* durch Übergang von rubens auf albicans geschehen. Desgleichen wird die Entstehung von *sulfurea* aus *biennis* in heterozygotischen Linien (siehe oben) als ein Übergang von *s* von albicans auf rubens gedeutet, denn erst hierdurch kann *ss* realisiert werden, sonst wird nur *Ss* gebildet. *Biennis sulfurea*

hat aber nach EMERSON die gleiche Chromosomenanordnung wie gewöhnliche *biennis*, und man kann deshalb vermuten, dass hier kein Austausch von Chromosomen stattfand, sondern dass der Übergang durch crossing-over erfolgte (siehe oben), um so mehr als *S* zur erwähnten Koppelungsgruppe gehört die in Artkreuzungen normales crossing-over zeigt. Es ist anzunehmen, dass *planifolia* die die gleiche Anordnung wie *Lamarckiana* aufweist, gleichfalls einem crossing-over Prozess ihre Entstehung zu verdanken hat.

DIE TRISOMEN MUTANTEN.

Wie erwähnt war das Extra-Chromosom in der Regel in den Ring eingefügt und lag nur selten frei. Dies erklärt eine Eigentümlichkeit in den Vererbungsverhältnissen mehrerer 15-chromosomiger Mutanten die seit langem Verwunderung erweckt hat. *Oe. Lamarckiana* bildet ja gaudens und velans in gleicher Anzahl im Pollen und in den Embryosäcken, *lata* bildet gaudens und velans im Pollen (wenn solcher vorhanden ist, die 8-chromosomigen Pollenkörner gehen bekanntlich zugrunde), in den Embryosäcken gaudens, velans und lata-velans aber offenbar nur sehr wenige lata-gaudens, denn bei Zwillingbastardbildung entsteht selten *lata-læta* (siehe RENNER 1917, S. 256, DE VRIES 1925, S. 174). Offenbar ist es so, dass wenn die ringbildenden Chromosomen auseinander gehen, das Extra-Chromosom, das wohl auch in den EMZ-n in den Ring eingefügt ist, immer mit den velans-Chromosomen folgt. Die wenigen *lata-læta*-Pflanzen entstehen wenn es frei liegt, hierbei soll — theoretisch gesehen — gleich oft lata-gaudens wie lata-velans gebildet werden. Bei *Oe. lata* hält man das Extra-Chromosom wegen der *læta*-Ähnlichkeit von *lata* für ein gaudens-Chromosom. Wir nehmen an, dass das *gaudens*-Chromosom *A* verdoppelt ist. Im Ring ist also die Anordnung *AAaBbCcDdEeFf* vorhanden (denn die identischen Chromosomen haben wie früher hervorgehoben wurde eine Anziehung auf einander). Bei Zickzackanordnung gehen wahrscheinlich die Chromosomengruppen *Aabcdef* und *ABCDEF* auseinander, das Extra-Chromosom folgt also den velans-Chromosomen.

In bezug auf die Ursache zur Bildung der trisomen Mutanten hat DE VRIES die Ansicht vertreten, dass die Veränderung der Chromosomenzahl etwas ganz sekundäres ist, nur eine Begleiterscheinung der Mutation, während andere Forscher hervorheben, dass die Verdoppelung eines Chromosoms an und für sich eine so grosse Wirkung hat, dass hierbei eine neue Form entsteht. In Übereinstimmung mit GATES denkt man sich diese durch non-disjunction entstanden. Für DE VRIES

(1925 a, S. 172, 1925 b) wird die Entstehung dagegen komplizierter. Teils mutiert ein ganzer Komplex Faktoren, die mutmasslich nahe bei einander im Chromosom liegen (ein »physiologisches Chromomer» bilden), teils entsteht ein androletaler Faktor, der bei der Mutante die Pollenkörner mit 8 Chromosomen tötet, schliesslich erfolgt gleichzeitig eine Art Verlustmutation, wodurch bei der Mutterpflanze non-disjunction in dem mutierten Chromosomenpaar zustande kommt. Wir haben jedoch noch keinen Grund den zweiten angedeuteten Erklärungsgrund fallen zu lassen; bei *Datura* hat nach BLAKESLEE die Verdoppelung eines Chromosoms einen grösseren Effekt als die Verdoppelung sämtlicher Chromosomen.

Es wurde indessen eine erheblich grössere Anzahl trisomer Mutanten als haploider Chromosomen gefunden. Neulich haben DE VRIES und BOEDIJN in mehreren Publikationen zu zeigen versucht, dass sie unter den Trisomen mit Bezüg auf ihre äusseren Eigenschaften und genetischen Verhältnisse zu anderen Typen, 7 Haupttypen unterscheiden können, um die sich eine grössere oder kleinere Anzahl sekundärer Mutanten gruppiert. Diese Haupttypen treten auch bei Pollination von triploider *semigigas* mit beispielsw. *decipiens* oder anderen 14-chromosomigen Formen mit homogenem Pollen auf; auf analoge Art sind sie auch aus *Oe. biennis* hergestellt worden. Die Haupttypen sind: *pulla*, die allein in ihrer Gruppe steht und auf jenes Chromosom lokalisiert wird das nach diesen Forschern die læta- und velutina-Faktoren trägt, ferner *lata* mit *albida*, *scintillans* mit *oblonga*, beide diese Gruppen umfassen auch zahlreiche sekundäre Typen, sowie schliesslich *cana*, *pallescens*, *liquida* und *spathulata*, von denen jede nur wenige sekundäre Formen besitzt. Es ist möglich, dass es den genannten Forschern gelungen ist, jene Typen zu unterscheiden, die bei der Verdoppelung jedes der 7 Chromosomen zustandekommen (obgleich man beim Gedanken an die Verschiedenheit zwischen gaudens- und velans-Chromosomen 14 oder vielleicht eher 13 Typen erwarten sollte); doch muss es b. a. w. als übereilt betrachtet werden, die vier letzten kleineren Gruppen auf vier kleinere Chromosomen zu lokalisieren, da wie erwähnt Verschiedenheiten in der Chromosomengrösse bei *Oenothera* keinesweg sicher festgestellt worden sind (siehe S. 264), und ausserdem haben sich neulich Schwierigkeiten herausgestellt, gefundene Koppelungsgruppen auf Chromosomen mit entsprechender Grösse zu lokalisieren schon wenn man von *Drosophila melanogaster* zu *D. virilis* ging (METZ 1925, S. 29). Bei letztgenannter Art hat wie es scheint das kleine punktähnliche Chromosom eine grosse Anzahl Mutationen ergeben.

Bei den Formen wo hier die Reduktionsteilung untersucht worden ist, hat die Chromosomenverdoppelung offenbar nicht das freie Paar getroffen, denn dies muss sich in Analogie mit den Verhältnissen bei *Oe. excelsa* und den Daturen durch das Vorkommen eines trivalenten Chromosoms, event. eines bivalenten und eines ungepaarten zu erkennen geben, während wir das Extrachromosom in den Ring eingefügt gefunden haben. *Obscura* gehört wohl in eine andere Gruppe als die übrigen, sie ist in den Nachkommen keiner von diesen vorgekommen (siehe HERIBERT-NILSSON 1915), und ihre Ähnlichkeit mit *scintillans* oder ihrer sesquiplexen (d. h. konstanten) Form *nitens* beruht offenbar darauf, dass das *scintillans*-Chromosom verdoppelt worden ist. Von den anderen hat *lata* und *dentata* deutlich das *lata*-Chromosom verdoppelt. Ob *stricta, dependens* und *curta* auch das *lata*-Chromosom verdoppelt haben, sei dahingestellt. Hiergegen spricht das von *lata* abweichende Äussere dieser Formen, dafür der Umstand, dass *stricta* in ihren Nachkommen *lata* und *albida* sowie *dependens* und *curta* hat, dass die Nachkommen von *Lamarckiana*-Pflanzen, entstanden in F_1 in *dependens* × *Lamarckiana*, viel *lata* aber keine *dependens* zeigen. Wenn es aber auch, wie BOEDIJN annimmt, das Wahrscheinlichste ist, dass auch in Nachkommen das gleiche Chromosom wie in der Mutterpflanze verdoppelt worden ist, so braucht dies jedoch keineswegs der Fall zu sein.

Die Ursache, dass bei der Verdoppelung eines und desselben Chromosoms mehrere verschiedene Formen gebildet werden, liegt wohl, wie mehrere Forscher angedeutet haben, darin, dass gleichzeitig Veränderungen mit den anderen Chromosomen erfolgen, Austausch zwischen den beiden Komplexen, crossing-over usw., Veränderungen der gleichen Art die zur Entstehung von Mutanten mit unveränderter Chromosomenzahl führen. Das Vorkommen von mehreren freien Paaren bei *oblonga* (CLELAND 1923) deutet ja auf das Vorkommen derartiger Prozesse. DE VRIES stellt sich vor, dass bei der Entstehung der sekundären Mutanten eine geringere Anzahl Faktoren im »physiologischen Chromomer» mutiert als bei der Entstehung der abweichenderen primären Formen. Schliesslich sei erwähnt, dass BLAKESLEE und Mitarbeiter bei *Datura* jetzt mehr trisome Mutanten als haploide Chromosomen gefunden haben. Hier finden aber andere Chromosomenveränderungen statt. Eine zytologische Untersuchung der Chromosomen während der Reduktionsteilung in den PMZ-n hat nämlich gezeigt, dass bei einigen Trisomen, den sogen. secondaries, das Extra-Chromosom ein abweichendes Aussehen hat, das darauf hindeutet, dass es eine Veränderung in solcher Richtung erfahren hat, dass seine beiden Enden ganz gleich

geworden sind, wahrscheinlich auf »inversed crossing-over» beruhend, und dass bei anderen, den sogen. tertiaries, »segmental interchange» von Chromosomenstücken zwischen verschiedenen Chromosomenpaaren stattgefunden hat (BELLING u. BLAKESLEE 1926). Bei den Oenotheren dürfte leicht eine Translokation vorkommen können wenn der Pachynemafaden durch Einschnürungen in eine Chromosomenkette verwandelt wird.

GIGANTEA.

Wir fanden bei *gigantea* oft zwei freie Chromosomenpaare oder einen Tetravalenten. Diese entsprechen offenbar dem freien Paar bei gewöhnlicher *Lamarckiana*, das den Rotnervigkeitsfaktor enthält. Eine analoge Veränderung der Vererbung der Rotnervigkeit ist von HERIBERT-NILSSON (1915) gefunden worden. Während diese bei *Lamarckiana* monofaktoriell bedingt ist, ist sie bei *gigantea* deutlich polymer (wie die polymeren Faktoren beim Weizen nach NILSSON-EHLE). Hierin besteht mit bei anderen tetraploiden Formen, nämlich *Primula* und *Datura*, Gefundenem Übereinstimmung. Ein Übereinstimmen zwischen theoretisch berechneten »tetrasomic ratios» und wirklich gefundenen Zahlen, wie bei *Datura* (BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM 1923), kann man bei *Oenothera* nicht erwarten, da hier die mathematischen Spaltungszahlen immer durch so viele andere Komplikationen verdorben werden. Bei der diploiden »*gigantea*»-Form ist nach brieflicher Mitteilung von Professor HERIBERT-NILSSON die Spaltung wieder monofaktoriell.

Die Chromosomenanordnung in der heterotypischen Metaphase ist wahrscheinlich *AAaaBBbbCCcc* usw., also die verdoppelten gaudens- bezw. velans-Chromosomen liegen beisammen. Durch die Zickzackorientierung gelangen also *AaBbCc* usw. zu jedem Pol. RENNER (1917, S. 257) hält es auch für wahrscheinlich, dass jede Keimzelle beide Komplexe enthält.

SUMMARY.

1. An investigation has been made of the behaviour of the chromosomes in the heterotypic division in the pollen mother cells of *Oenothera Lamarckiana* and its mutants and hybrids grown by Professor N. HERIBERT-NILSSON in Landskrona.

2. The chromosomes synapse metasyndetically constrictions appearing in the thick pachynema thread which is thus transformed into a ring of chromosomes attached end-to-end. There is, however, a possibility that crossing-over may occur in the second contraction.

3. In *Oe. Lamarckiana* a ring of 12 chromosomes and a chromosome pair, at first often attached to the ring, then free was thus formed in the heterotypic prophase. In the heterotypic metaphase the same arrangement of the chromosomes was seen, adjacent chromosomes in the ring are then attached to spindle fibers from the opposite poles.

4. In the heterotypic anaphase the zigzag-like ring is broken, adjacent chromosomes mostly passing to opposite poles, the free pair behaving as usual. Observed irregularities probably result in abortive pollen-grains. Caryomeres were found in the heterotypic telophase.

5. As CLELAND has pointed out, the zigzag chromosome ring in the oenotheras indicates a separation of the two haploid chromosome groups without interchange of chromosomes in the heterotypic anaphase; thus only two kind of gametes are formed.

6. It is assumed that the ring in *Lamarckiana* is composed of six gaudens and six velans chromosomes separated in the anaphase, the allelomorph *Rr* is located in the free pair.

7. Three fourteen-chromosome mutants were found, *planifolia* and *flavescens* having the same chromosome arrangement as *Lamarckiana*. *Rubrisepala* has, however, four free pairs and a ring of six chromosomes, thus resembling the half-mutants *rubrinervis* and *rubricalyx*.

8. This new arrangement has presumably been brought about as a result of an interchange of three chromosomes between gaudens and velans, each free pair being composed of two similar chromosomes, perhaps velans chromosomes.

9. It is shown that the chromosome arrangement, genetical behaviour, fertility and the loss of mutation power of the homozygotic mutants, appearing to about $^1/_3$ in the offspring of the half-mutants, support this view.

10. Fourteen-chromosome mutants with undisturbed chromosome arrangement have presumably mostly arisen through crossing-over.

11. *Stricta, curta, obscura, dentata, dependens* are trisomic. The chromosome arrangement was in some forms one free pair and a ring of 13, the latter often broken or irregular. Zigzag arrangement was also seen.

12. Preponderance of *lata-velutina* plants (with a few *lata-læta*) in the formation of twin hybrids of trisomic forms must be due to the extra chromosome always following the velans chromosomes, the few *lata-læta* appearing when it is free.

13. A triploid mutant, *excelsa*, was found. In diakinesis a trivalent

chromosome was often seen. In the anaphase the chromosome distribution was mostly 10 + 11.

14. In the tetraploid form, *gigantea*, usually two free pairs, seldom a tetravalent was seen. However, all the chromosomes often seem to adhere to one another; zigzag arrangement was found.

15. In the offspring of the tetraploid *gigantea* a diploid form has appeared showing the same chromosome behaviour as *Lamarckiana*. This form has lost most of the *gigantea* characters but has not reverted to true *Lamarckiana*.

16. The hybrid *Lamarckiana* × *biennis* has the same chromosome behaviour as *Lamarckiana*.

17. In an anther of this hybrid a group of eight tetraploid pollen mother cells were found. Their presence must be due to an irregular somatic division in the archesporium.

Lund, Botanisches Institut, im Juni 1926.

TAFELERKLÄRUNG.

(TAFEL III.)

Diakinese bis heterotypische Metaphase in den Pollenmutterzellen einiger Oenotheren. 1. *Oe. Lamarckiana.* Das Chromosomenpaar und der Chromosomenring nach Auflösung der Kernmembran. — 2. *Oe Lam. excelsa* (triploid). Diakinese. Ein trivalentes Chromosom ist sichtbar. — 3. *Oe. Lam. gigantea* (tetraploid). Die beiden freien Paare und die grosse Chromosomengruppe. — 4. *Oe.* »*gigantea*» *diploid.* Diakinese, ein Chromosomenpaar. — 5. *Oe. Lam.* × *biennis.* Späte Metaphase. Die Zickzackanordnung der Chromosomen ist deutlich. — 6. *Oe. Lamarckiana.* Ditto. — 7. *Oe. Lam. rubrisepala.* Diakinese. Mehrere Chromosomenpaare. — 8. *Oe. Lam.* × *biennis.* Di- und tetraploide Pollenmutterzelle im selben Pollenfach.

ZITIERTE LITERATUR.

1. Belling, J. 1924. Year Book of the Carnegie Institution 23.
2. Belling, J. u. Blakeslee, A. F. 1925. Ebenda 24.
3. — 1924. The distribution of chromosomes in tetraploid Daturas. — Amer. Nat. 58.
4. — 1926. On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain 25-chromosome Daturas. — Proc. nat. acad. sci. 12.
5. Blakeslee, A. F. u. Belling, J. 1924. Chromosomal mutations in the jimson weed, *Datura Stramonium.* — Jour. of Heredity 15.
6. Blakeslee, A. F., Belling, J. u. Farnham, M. E. 1923. Inheritance in tetraploid *Datura.* — Bot. Gaz. 76.

7. BOEDIJN, K. 1924. Die typische und heterotypische Kernteilung der Oenotheren. — Zeitschr. Zellen- u. Gewebelehre 1.

8. — 1925. Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei *Oenothera Lamarckiana*. — Recueil trav. bot. néerland. 22.

9. BRIDGES, C. B. u. ANDERSON, E. G. 1925. Crossing-over in triploid females of *Drosophila*. — Genetics 10.

10. CHODAT, R. 1925. La chiasmatypie et la cinèse de maturation dans l'*Allium ursinum*. — Bull. soc. bot. Genève 17.

11. CLELAND, R. E. 1922. The reduction divisions in the pollen mother cells of *Oenothera franciscana*. — Amer. Journ. Botany 9.

12. — 1923. Chromosome arrangement during meiosis in certain Oenotheras. — Amer. Nat. 57.

13. — 1924 a. Meiosis in the pollen mother cells of *Oenothera franciscana sulfurea*. — Bot. Gas. 77.

14. — 1924 b. Abstract in Anatomical Record 29, Seite 133.

15. — 1925. Chromosome behaviour during meiosis in the pollen mother cells of certain Oenotheras. — Amer. Nat. 59.

16. DAVIS, B. M. 1909—1911. Cytological studies on *Oenothera*. I—III. — Ann. of Bot. 23, 24, 25.

17. EMERSON, ST. J. 1924. The absence of chromosome pairing during meiosis in *Oenothera biennis*. — Papers Mich. acad. sci., arts a. letters 4.

18. GAIRDNER, J. 1926. *Campanula persicifolia* and its tetraploid form »Telham Beauty». — Jour. of Genetics 16.

19. GATES, R. R. 1909. The behaviour of chromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*. — Bot. Gaz. 48.

20. — 1915. The mutation factor in evolution. — London.

21. — 1923 a. The trisomic mutations of *Oenothera*. — Ann. of Bot. 37.

22. — 1923 b. The chromosomes of a triploid *Oenothera* hybrid. — Ebenda.

23. — 1924. Meiosis and crossing-over. — Jour. of Heredity 15.

24. GEERTS, J. M. 1909. Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Recueil trav. bot. néerl. 5.

24 a. — 1911. Zytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *O. gigas*. — Ber. d. D. bot. Ges. 29.

25. HANCE, R. T. 1918. Variation in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* DE VRIES. — Genetics 3.

26. HERIBERT-NILSSON, N. 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2. 12. Nr. 1.

27. — 1920 a. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. — Hereditas I.

28. — 1920 b. Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der *læta-velutina*-Spaltung bei *Oenothera*. — Ebenda.

29. HÅKANSSON, A. 1924. Über die Chromosomenzahl einiger *Oenothera gigantea*-Pflanzen. — Hereditas V.

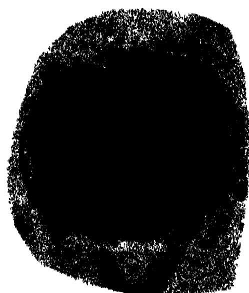
30. — 1925. Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. — Hereditas VI.

31. KIHARA, H. u. ONO, P. 1925. The sex chromosomes of *Rumex acetosa*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 39.

32. KRANICHFELD, H. 1917. Die Einwände HERIBERT-NILSSON'S gegen die Mutationslehre von HUGO DE VRIES. — Biol. Zentralblatt 37.

33. LEHMANN, E. 1922. Die Theorien der *Oenothera*forschung. — Jena.
34. LUTZ, A. M. 1917. Fifteen- and sixteen-chromosome *Oenothera*-mutants. — Amer. Jour. of Bot. 4.
35. METZ, C. W. 1925. Architecture of chromosomes of *Drosophila virilis*. — Year Book of the Carnegie Institution 24.
36. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. u. STURTEVANT, A. H. 1925 a. The genetics of *Drosophila*. — Bibliographia Genetica 2.
37. — 1925 b. The constitution of germ material in relation to heredity. — Year Book of the Carnegie Institution 24.
38. OEHLKERS, F. 1924. Vererbungsversuche an Oenotheren 3. — Biol. Zentralbl. 44.
39. — 1926. Vererbung und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. — Jahrb. wiss. Botanik 65.
40. v. OVEREEM, C. 1921. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. — Beih. z. bot. Zentralbl. 38.
41. — 1922. Fortsetzung. — Ebenda 39: 1.
42. RANDOLPH, L. F. u. MCCLINTOCK, B. 1926. Polyploidy in *Zea Mays*. — Amer. Nat. 60.
43. RASMUSON, H. 1921. Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde. — Hereditas II.
44. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 18.
45. — 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplex-heterozygotischer Oenotheren. — Bibliotheca Genetica 9.
46. SANDS, H. C. 1925. A micro-dissection of the pachytene threads in *Tradescantia virginica*. — Journ. gen. Physiology 9.
47. SCHRADER, A. F. 1925. The cytology of the pseudo-sexual eggs in a species of *Daphnia*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 40.
48. SCHWEMMLE, J. 1924. Vergleichend zytologische Untersuchungen an Onagraceen. — Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 42.
49. SHULL, G. H. 1921. Three new mutations in *Oenothera Lamarckiana*. — Jour. Heredity 12.
50. — 1925. The third linkage group in *Oenothera*. — Proc. nat. acad. sci. 11.
51. SINOTO, Y. 1922. On the nuclear divisions and partial sterility in *Oenothera Lamarckiana*. — Botan. Magazine 36.
52. STOMPS, T. 1925. Sur *Oenothera biennis* mut. *gigas*, une nouvelle mutante tetraploide. — La Cellule 36.
53. DE VRIES, H. 1919. *Oenothera rubrinervis*, a half-mutant. — Bot. Gaz. 67.
54. — 1925 a. Die latente Mutabilität von *Oenothera biennis*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 38.
55. — 1925 b. On physiological chromomeres. — La Cellule 35.
56. WILSON, E. B. 1925. The cell in development and heredity. — 3rd edition.
57. WINKLER, H. 1922. Über die Entstehung genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 27.

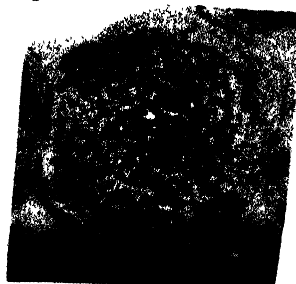
1



2



3



4



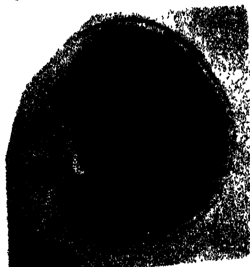
5



6



7



8



Phot. O. Mattsson

DIE SEMIHETEROTYPISCHE TEILUNG UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE ENTSTEHUNG VERDOPPELTER CHROMOSOMENZAHLEN

VON *O. ROSENBERG*
STOCKHOLM

(With a summary in English)

SEIT den grundlegenden Untersuchungen JUEL's über die Embryoentwicklung bei *Antennaria alpina* wissen wir, dass die Eizellen der parthenogenetischen Pflanzen schon vom Anfang an die diploide Chromosomenzahl führen, und dass in der Embryosackmutterzelle die Reduktionsteilung unterbleibt. Der Kern der Embryosackmutterzelle teilt sich also somatisch.

Einem Nicht-Zytologen scheint es vielleicht ein sehr einfacher Prozess zu sein, wenn die Embryosackmutterzelle statt in der haploiden sich in der diploiden Chromosomenzahl teilt. Für einen Zytologen dagegen erhebt sich sofort das Problem, den Mechanismus zu finden, welcher sozusagen den Übergang von heterotypischer zu somatischer Teilung vermittelt.

Es hat sich nun gezeigt, dass in den Pollenmutterzellen parthenogenetischer Pflanzen Kernteilungen vorkommen, die zwar an die heterotypischen erinnern, andererseits aber gewisse »Unregelmässigkeiten» andeuten, die mit dem Wegfallen der Sexualität in Korrelation gestellt wurden.

In einer früheren Arbeit (1917) über die Reduktionsteilung in der Gattung *Hieracium* bin ich dieser »Degeneration» der Reduktionsteilung näher getreten. Es stellte sich heraus, dass in der Untergattung *Euhieracium*, deren Repräsentanten meistens parthenogenetisch (nach dem *Antennaria*-Schema) sind, eine eigentümliche, sog. semiheterotypische Teilung des Pollenmutterzellkerns vorkommt, deren Ursache letzthin in dem Unterbleiben der Paarung der elterlichen Chromosomen in der Diakinese zu suchen ist, mit den daraus sich ergebenden Komplikationen des Teilungsmechanismus. Es scheint mir indessen, als ob gewisse Missverständnisse betreffs des genaueren Vorganges dieser Teilung hier und da in der neueren Literatur vor-

kämen, die zu einer näheren Präzisierung und Charakterisierung dieser Teilung auffordern.

Dann aber ist eine andere wichtige Frage während der letzten Jahre mehr und mehr in den Vordergrund getreten, die nämlich, wie die Verdoppelung der Chromosomenzahl in verwandten Spezies, und besonders nach Bastardierung zustande kommt. Es gibt ja einige Beispiele von Kreuzungen mit gleichchromosomigen Gameten, wo für den Nachkommen eine Chromosomenverdoppelung angegeben wurde. Verschiedene Erklärungen dieses interessanten Verhaltens wurden versucht. Bei meinen weiteren Untersuchungen über die semiheterotypische Teilung bin ich mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, dass in mehreren hierhergehörenden Fällen analoge Verhältnisse vorliegen wie bei diesem Teilungsmodus. Es erscheint daher zweckmässig, einige weitere Untersuchungen über die semiheterotypische Teilung zu veröffentlichen und etwas näher auf diese Fragen einzugehen.

MATERIAL UND METHODEN.

Mein Untersuchungsmaterial besteht aus *Euhieracium*-Spezies hauptsächlich aus Prof. C. H. OSTENFELD'S Kulturen im Botanischen Garten in Kopenhagen; einige Arten die im Bergianischen Garten in Stockholm kultiviert sind, wurden auch untersucht.

Ich habe hauptsächlich mit CARNOY'S Alkohol-Chloroform-Eisessig fixiert.

Es sei hier einiges über das Fixierungsverfahren mit CARNOY bemerkt. Ich habe die besten Resultate erlangt, wenn die Fixierungszeit nicht zu kurz bemessen wurde. Gewöhnlich lasse ich das Material 6—24 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit liegen. Eine kürzere Zeit, wenn es Blütenköpfchen gilt, gibt ein schlechtes Resultat. Die in technischen Handbüchern angegebene Zeit von 20 Minuten mag wohl für Wurzelspitzen genug sein, für Objekte wie Blüten u. dgl. ist diese Zeit absolut unzureichend. Dies mag wohl die Ursache davon sein, dass mehrere Forscher ein schlechtes Resultat mit dieser Fixierungsflüssigkeit erreicht haben.

Wie unten näher gezeigt werden wird, war es von besonderer Bedeutung, um die Aufeinanderfolge der verschiedenen Teilungsphasen richtig zu beurteilen, dass die Form des Archespors in dem Pollenfach bei *Hieracium* nur aus einer einfachen Zellenreihe besteht. Der Prozess, den ich als semiheterotypische Teilung beschrieben habe, greift

in die verschiedenen Phasen der heterotypischen Teilung derart ein, dass es zuerst oft mit ganz erheblicher Schwierigkeit verbunden war,

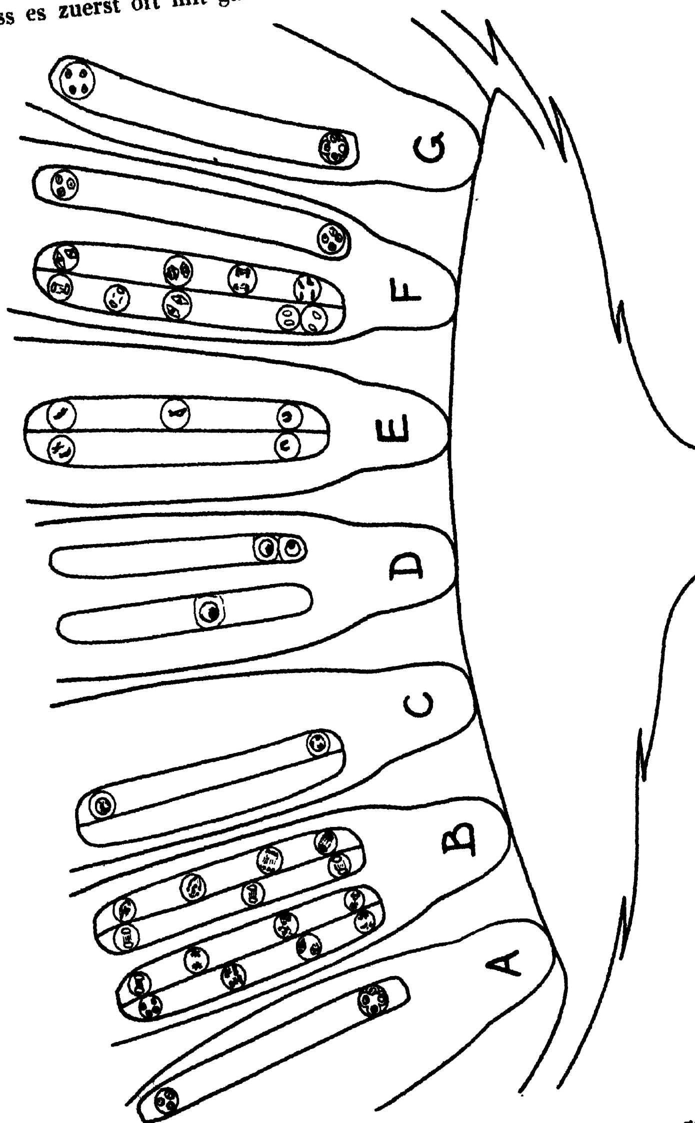


Fig. 1. Längsschnitt eines Blütenköpfchens von *Hieracium umbellatum* (schematisch). Vgl. Text, Seite 308.

zu einer richtigen Deutung des Entwicklungsganges zu gelangen. Da nun die Pollenmutterzellen in einer einfachen Reihe geordnet liegen,

so findet man oft Gruppen von angrenzenden Zellen, die verschiedene Stufen desselben Entwicklungsganges illustrieren. Bevor ich daher zu einer Darstellung der verschiedenen Teilungstypen übergehe, möchte ich eine Übersicht über das Verhalten der Pollenmutterzellen in den verschiedenen Antherenfächern eines Blütenköpfchens bei *Hieracium* geben.

Fig. 1 gibt eine schematische Darstellung eines Längsschnittes durch das Blütenköpfchen einer sexuellen *Euhieracium*-Art, *H. umbellatum,* wo also die Reduktionsteilung ganz normal verläuft. Die betreffende Figur wurde aus zwei benachbarten 7 μ dicken Mikrotomschnitten zusammengestellt. Die Blütenentwicklung ist akropetal, die Randblüten demnach weiter entwickelt als diejenigen in der Mitte. Man kann also in demselben Schnitt sehr verschiedene Entwicklungsstadien der Pollenmutterzellen antreffen. Die Pollenfächer sind, wie so oft bei Compositen, sehr langgestreckt, was zur Folge hat, dass in demselben Fach Pollenmutterzellen in verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung vorkommen. Gewisse langsam verlaufende Stadien, wie die Diakinese, können das Fach ganz ausfüllen, während schneller verlaufende, wie die Anaphase, im allgemeinen zusammen mit jüngeren oder älteren Stadien vorkommen. Gewöhnlich liegen die jüngeren Stadien an der Spitze, die späteren an der Basis des Archespors, aber hier und da, auch in demselben Staubfaden, kann die Entwicklung in dem einen Pollenfache akropetal, in dem nächstliegenden basipetal verlaufen, wie z. B. in der Blüte *B* links. In der vorliegenden Fig. 1 zeigt also die jüngste Blüte, *D,* das Synapsisstadium; in dem Pollenfach von *C* waren die P. M. Z. an der Spitze in Strepsinema, an der Basis in früher Diakinese; in *E* an der Spitze spätes Strepsinema, an der Basis späte Diakinese. In *B* rechts an der Spitze heterotypische Metaphase, Anaphase in der Mitte und Interkinese an der Basis. Rechts in demselben Staubfaden sind alle P. M. Z. in Interkinese. In dem linken Staubfaden derselben Blüte rechts oben Interkinese, in der Mitte und unten homöotypische Metaphase. Das nächstliegende Pollenfach zeigt eine basipetale Entwicklungsfolge: oben Tetraden, in der Mitte zweite Anaphase, unten zweite Metaphase. In der Blüte *F* links oben und unten Interkinese, während in der Mitte einige P. M. Z. in der zweiten, homöotypischen Metaphase sind; rechts oben homöotypische Metaphase, in der Mitte Anaphase und unten Telophase. In den Blüten *A* und *G* ist die Tetradenteilung vollführt und die Zytokinese hat begonnen.

Bei den parthenogenetischen *Euhieracium*-Arten lässt sich nun eine

ähnliche Aufeinanderfolge der Stadien angeben, doch kommen gewöhnlich Unregelmässigkeiten zum Vorschein, indem das Pollenfach gewissermassen sektioniert wird: Gruppen von angrenzenden P. M. Z. zeigen Einzelstufen eines gewissen Stadiums, während dazwischenliegende oder angrenzende P. M. Z.-Gruppen Einzelstufen eines anderen Stadiums zeigen können. Hierauf wird unten näher eingegangen werden.

In der genannten Arbeit habe ich in Bezug auf die Degeneration der Reduktionsteilung einige Typen ausgeschieden: den *Boreale-*, den *Levigatum-* und den *Pseudoillyricum*-Typus, wo der erste Typus durch die noch vorhandene, wenngleich abgeschwächte Geminibildung charakterisiert ist, während der letzte eine rein somatische Teilung der P. M. Z. zeigt.

Meine fortgesetzten Untersuchungen berechtigen jedenfalls zur Aufrechthaltung der beiden ersten Typen. Indessen will ich hier ausdrücklich bemerken, dass bei derselben *Hieracium*-Spezies beide Typen gleichzeitig vorkommen können, doch ist in der betreffenden Art der eine oder der andere Typus prädominierend. Darüber werde ich unten näher berichten.

Wie in meiner früheren Arbeit angegeben wurde, ist die Chromosomenzahl der sexuellen Euhieracien diploid 18. Die Mehrzahl der parthenogenetischen Euhieracien, die ich untersucht habe, zeigen genau die Chromosomenzahl 27. Doch habe ich auch einige Arten untersucht, die 36 Chromosomen in den somatischen Kernteilungen führten.

Die folgenden Chromosomenzahlen habe ich bei einigen von mir untersuchten Euhieracien feststellen können:

$2\ x = 18$ bei: *H. bifidum, transsylvanicum, umbellatum, virgaurea.*

$2\ x = 27$ bei: *H. alpinum, asperulum, boreale, Bornmülleri, intybaceum, lacerum, levigatum, pseudoillyricum, sabaudum, speciosum, tridentatum, umbellatum.*

$2\ x = 36$ bei: *H. balcanum, boreale forma, hirsutum, pulmonarioides, virosum.*

Ich beginne mit einer Beschreibung des *Boreale*-Typus, da dieser, durch das Vorkommen von Gemini, sich am nächsten an den normalen Reduktionsteilungsvorgang anschliesst.

DER BOREALE-TYPUS.

Charakteristisch für diesen Typus ist, dass eine unbestimmte, wechselnde Anzahl von Gemini bei der Reduktionsteilung auftritt. Als

Beispiel wähle ich eine *H. boreale*-Form aus Prof. C. H. OSTENFELD'S *Hieracium*-Kulturen in Kopenhagen. Die diploide Chromosomenzahl ist 27; wahrscheinlich ist wohl diese Form durch eine Vereinigung von zwei Gameten, der eine mit 18 und der andere mit 9 Chromosomen, entstanden. Die Grundzahl bei *Hieracium* ist bekanntlich 9. Man sollte da erwarten, dass in der heterotypischen Teilung, nach dem *Drosera*-Schema, 9 Gemini und 9 univalente Chromosomen auftreten. Ganz vereinzelt mag dies auch wohl eintreffen, aber bei weitem das gewöhnlichste ist, dass eine kleinere Anzahl Gemini gebildet werden. In den Metaphasen sieht man meistens nur 3 oder 4 Gemini, und 21, resp. 19 univalente Chromosomen über die Spindelfigur unregelmässig zerstreut.

In dem Bergianischen Garten der Akademie der Wissenschaften in Stockholm wächst eine andere *H. boreale*-Form, die jedoch 36 Chromosomen bei den somatischen Teilungen zeigt. In der heterotypischen Teilung ist die Zahl der Gemini auch entsprechend grösser. Man sollte vielleicht 18 Gemini und keine Univalenten erwarten, aber wie die Fig. 2 lehrt, kommen sowohl Gemini wie Univalenten vor. In Fig. 2 *A, B* ist auf zwei Schnitten eine Metaphase mit 10 Gemini und 15 Univalenten abgebildet. In der Anaphase wandern 10 Gemini-Chromosomen [1] je zu den Polen, und die Univalenten werden zufälligerweise auf den einen oder anderen Tochterkern verteilt. Die Univalenten, die im Äquator liegen, werden oft längsgeteilt, und die Hälften wandern dann je zu den Polen.

In Fig. 8 *A* ist eine Anaphase der heterotypischen Teilung von *H. boreale* abgebildet, wo eine Anzahl univalenter Chromosomen eine Längsspaltung zeigen und die Spalthälften nach den Polen hin zu wandern beginnen. Die Gemini-Chromosomen sind schon dort angelangt und zeigen dabei die normale Längsspaltung für die homöotypische Teilung.

Das Resultat ist eine verschiedene Anzahl von Chromosomen in den Tochterkernen, wie mehrmals in Fällen mit Bivalenten und Univalenten beschrieben wurde.

Fig. 2 *C, D* zeigt die Interkinese der genannten 36-chromosomigen *Boreale*-Form. Die Chromosomen zeigen die charakteristische Form mit weit abstehenden Längshälften. Die Zahl ist 13 in dem linken und 23 (in zwei Schnitten) in dem rechten Tochterkern. Eine Eigen-

[1] Im Folgenden verstehe ich unter Gemini-Chromosomen diejenigen, die im vorhergehenden Teilungsstadium zu Gemini vereinigt waren.

tümlichkeit für die parthenogenetischen *Hieracium*-Arten ist zugleich, dass auf die erste Kernteilung bisweilen eine Zellteilung folgt, so dass Dyaden gebildet werden. Wir werden später sehen, dass Dyaden unter anderen Verhältnissen konstant gebildet werden.

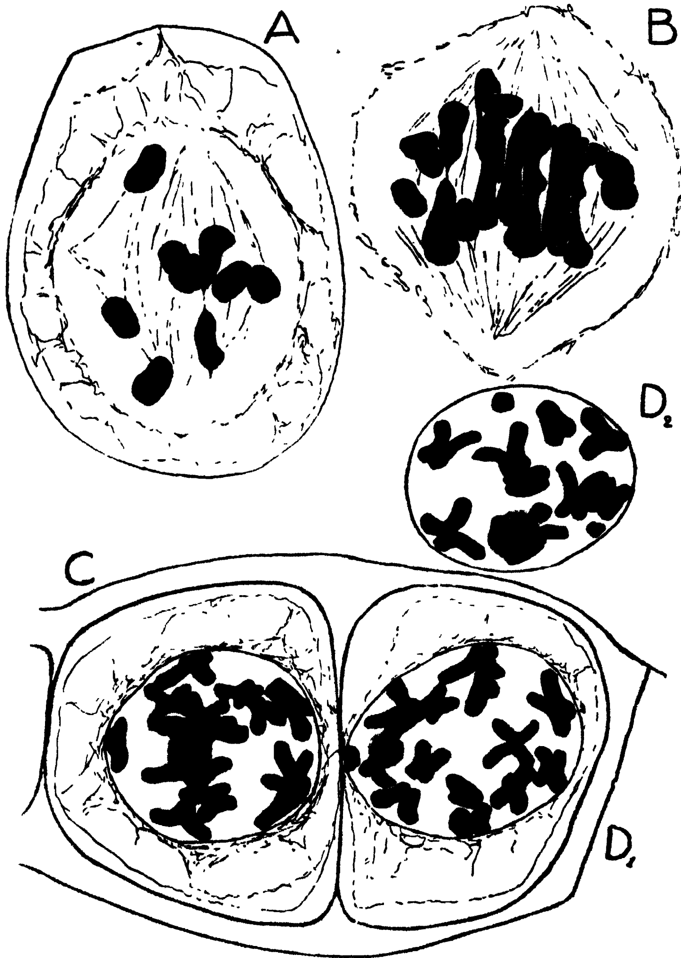


Fig. 2. *Hieracium boreale, forma. A, B:* P. M. Z. in Metaphase, 10 Gemini; *C, D:* P. M. Z. in Interkinese, der Kern rechts auf zwei Schnitten; 13 Chromosomen in dem einen, 23 in dem anderen Tochterkern.

Die homöotypische Teilung, wenn sie überhaupt erfolgt, zeigt einen ziemlich regelmässigen Verlauf. Doch können, wie in meiner früheren Arbeit gezeigt wurde, verspätete Chromosomen auftreten, die wahrscheinlich von den schon bei der ersten Teilung gespalteten Uni-

valenten herstammen. Das Endresultat sind Tetraden, mit oft sehr verschieden grossen Kernen, je nachdem eine grössere oder kleinere Anzahl von Univalenten in die Tochterkerne einbezogen wurde. Auch kleinere Zwergkerne in wechselnder Zahl können gebildet werden. Diese verdanken wohl ihre Entstehung den verspäteten Chromosomen der zweiten Teilung.

Zusammenfassend können wir also den *Boreale*-Typus wie folgt charakterisieren: Gemini werden noch bei der ersten (heterotypischen) Teilung gebildet, aber in wechselnder Zahl. Es ist also eine Abschwächung des Bindungsvermögens der elterlichen Chromosomen eingetreten, was wohl damit zusammenhängt, dass bei der Kreuzung, zur Bildung dieser Form, physiologische Verhältnisse ausgelöst wurden, die einer Verträglichkeit der elterlichen Anteile entgegenstehen. Denn das Zusammentreffen von Gameten mit verschiedener Chromosomenzahl braucht nicht an und für sich eine solche Abschwächung zu verursachen. Das geht zur Genüge aus dem Verhalten der Arten und Hybriden in der Untergattung *Pilosella* hervor. Denn diese Formen folgen ganz genau dem *Drosera*-Schema, wo eine konstante Anzahl Gemini gebildet werden. Nur als mehr vereinzelte Ausnahme kommt hier Non-Disjunktion zwischen einigen Chromosomen vor.

Indessen will ich hier schon bemerken, dass es auch bei *H. boreale* nicht immer zur Geminibildung kommt. Es kommt, obwohl mehr selten, vor, dass alle Chromosomen als Univalenten auftreten, ein Verhalten, das also den Übergang zu dem nächsten, dem *Levigatum*-Typus vermittelt. Fig. 5 *A—D* zeigt einen derartigen Fall. Aber die allermeisten Pollenmutterzellen in diesen beiden *H. boreale*-Formen sind doch durch das Vorkommen von Gemini charakterisiert.

Die Pollenbildung scheint auch, wenigstens ihrem morphologischen Aussehen nach zu urteilen, ziemlich gut zu sein. Die Exine wird gut ausgebildet, und die Zellen sind meistens plasmareich, mit deutlichem generativem und vegetativem Kern.

DER LEVIGATUM-TYPUS.

Wenn die Geminibildung in der ersten Teilung ganz unterdrückt wird, die Chromosomen aber im übrigen die für die heterotypische Teilung charakteristische Form zeigen, d. h. während der Diakinese mehr oder weniger dick und klumpenförmig sind, so liegt der von mir als *semiheterotypische Teilung* beschriebene Typus vor. Dieser Typus ist für die meisten von mir untersuchten *Euhieracium*-Spezies charakteristisch.

In der Diakinese sind alle Chromosomen univalent, in Gestalt von kurzen dicken, an der Kernperipherie gelagerten Chromosomen. Wie oben gesagt, kommt der Typus auch, obwohl mehr selten, bei *H. boreale* vor. In einigen Arten, wie z. B. *H. intybaceum*, kann die

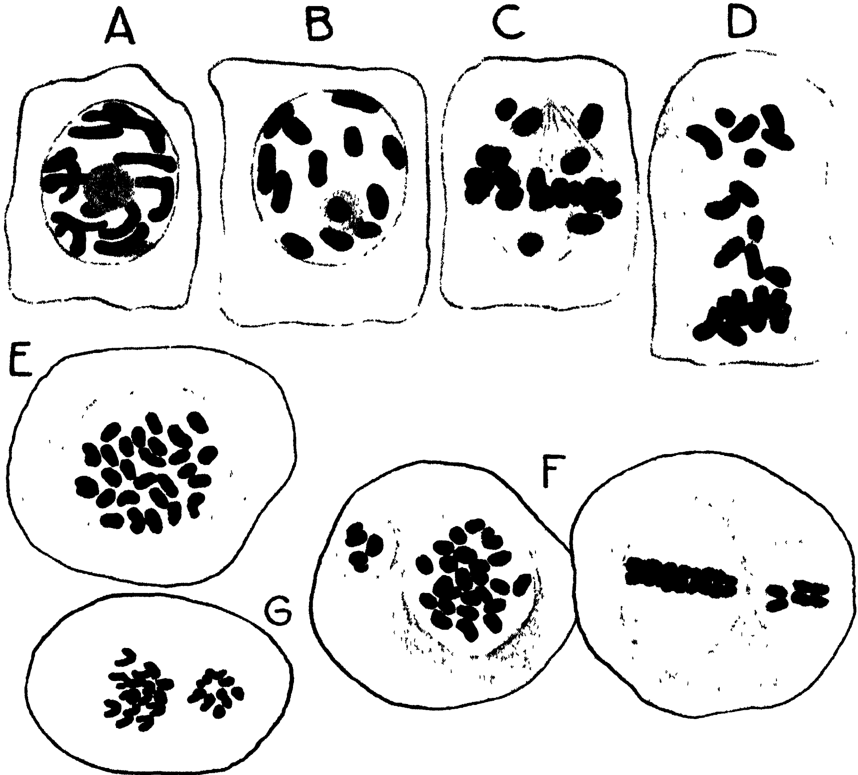


Fig. 3. *A—D: H. levigatum. A, B:* P. M. Z. in semiheterotypischer Prophase; *C:* Metaphase; *D:* Anaphase; *E—G: H. lacerum. E:* diploide Metaphase eines Restitutionskerns (vgl. Text, Seite 324); *F:* zwei P. M. Z. in homöotypischer Metaphase; *G:* homöotypische Anaphase.

Gestalt der Chromosomen etwas wechseln, indem dieselben dort oft ziemlich langgestreckt erscheinen (vgl. Fig. 6).

Ich gebe im Folgenden an der Hand einiger Figuren eine eingehende Charakteristik dieses Teilungsvorganges.

Der Kern der P. M. Z. geht vom Ruhestadium direkt, ohne Synapsis, in die Diakinese über. Nur bei *H. intybaceum* habe ich ein Synapsis-ähnliches Stadium beobachtet.

Fig. 3 *A* zeigt eine P. M. Z. mit dem Kern in früher Diakinese.

Die Chromosomen sind noch ziemlich lang ausgezogen. In Fig. 3 *B* ist die späte Diakinese abgebildet. Dieses Stadium scheint ziemlich lange zu dauern, denn man beobachtet es sehr oft in den Antherenfächern. Oft befinden sich fast alle Kerne eines Faches in diesem

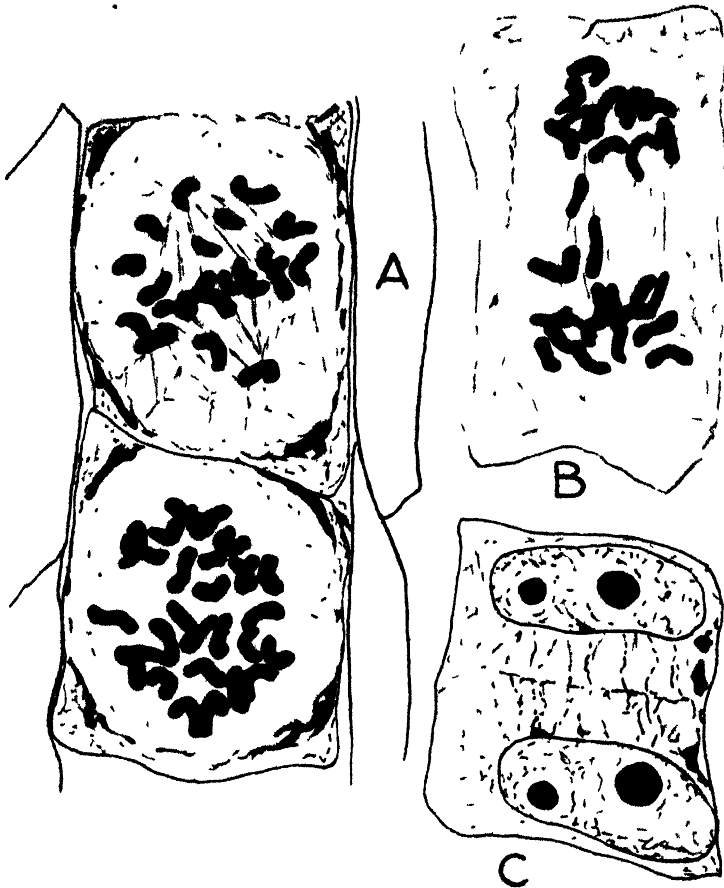


Fig. 4. *H. pulmonarioides*. *A:* zwei P. M. Z. in semiheterotypischer Metaphase; *B*· Anaphase; *C:* Interkinese.

Stadium. Aber gewöhnlich kommt es vor, dass in dem einen Ende des Faches die P. M. Z.-Kerne im Ruhestadium verweilen, während in der Mitte die Diakinese vertreten ist und an dem anderen Ende verschiedene Metaphasen- oder Anaphasenstadien der semiheterotypischen Teilung vorkommen. So hat man Gelegenheit, alle verschiedenen

Übergänge von dem einen zum andern Stadium zu verfolgen. In Fig. 3 *C* ist die Metaphase abgebildet. Die Chromosomen sind über die Spindelfigur hin zerstreut, wenn auch die meisten am Äquator liegen. Alle Chromosomen sind deutlich univalent, ohne die geringste Andeutung einer Geminibildung. Sowohl in der Diakinese, wie in der Metaphase ist die Feststellung der Chromosomenzahl ziemlich leicht auszuführen. Das Metaphasenstadium scheint sehr rasch in die Anaphase überzugehen, denn man trifft sehr oft Reihen von 5—10 Zellen, wo an dem einen Ende der Kern in Diakinese sein kann, dann einige Zellen in Metaphase, und an dem anderen Ende Zellen in Anaphase vorkommen können.

Die univalenten Chromosomen verteilen sich in sehr verschiedener

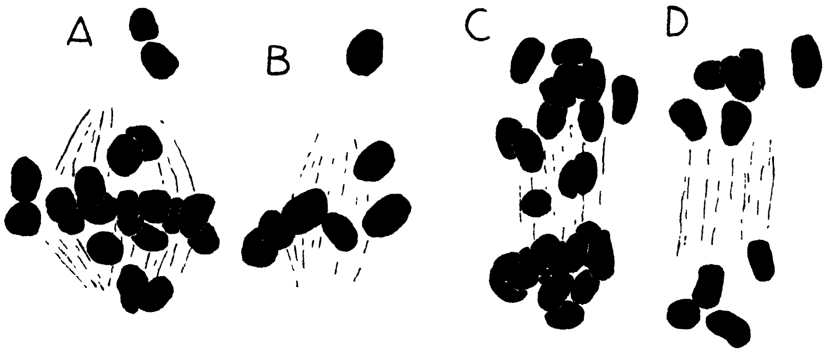


Fig. 5. *H. boreale. A, B:* semiheterotypische Metaphase (auf zwei Schnitten); *C, D:* Anaphase.

Weise auf die Tochterkerne. Oft kann etwa die Hälfte der Chromosomen in jedem Tochterkern einbezogen werden, aber meistens geht die überwiegende Mehrzahl der Chromosomen zu dem einen Pole. In der Interkinese sind demnach die beiden Kerne einer P. M. Z. sehr ungleich gross. So z. B. in Fig. 3 *F*, links, wo der eine Kern 3, der andere 24 Chromosomen hat. In meiner früheren Arbeit habe ich mehrere Beispiele einer solchen ungleichen Verteilung der Chromosomen gegeben.

Einige weitere Beispiele mögen angeführt werden, um diese Verhältnisse zu beleuchten.

In Fig. 4 *A* sind zwei P. M. Z. in Metaphase von der Seite und in Polansicht abgebildet worden. Die Chromosomen sind hier ziemlich lang, stäbchenförmig und gebogen; in Fig. 4 *B* ist die Anaphase mit ungefähr gleicher Verteilung der Chromosomen und in *C* ist die Inter-

kinese wiedergegeben. Die Kerne sind hier ins Ruhestadium getreten, und es scheint, als ob keine weitere Teilung hier folge. Auch bei *H. boreale* kann dieser Teilungstypus, wenn auch mehr selten, beobachtet werden. Fig. 5 *A—D* zeigt einige diesbezügliche Stadien von der 36- resp. 27-chromosomigen Form. *H. intybaceum* (Fig. 6 *A*, *B*) ist durch ziemlich lange V-förmige Chromosomen charakterisiert. Es kommt hier auch vor, dass die Chromosomen in der Anaphase eine deutliche Längsspaltung zeigen, wie in der normalen Reduktionsteilung. Alle Chromosomen sind jedoch vom Anfang an univalent.

Während der Interkinese werden die Chromosomen sehr deutlich längsgespaltet, ganz wie in den sexuellen Arten. Oft folgt der Kern-

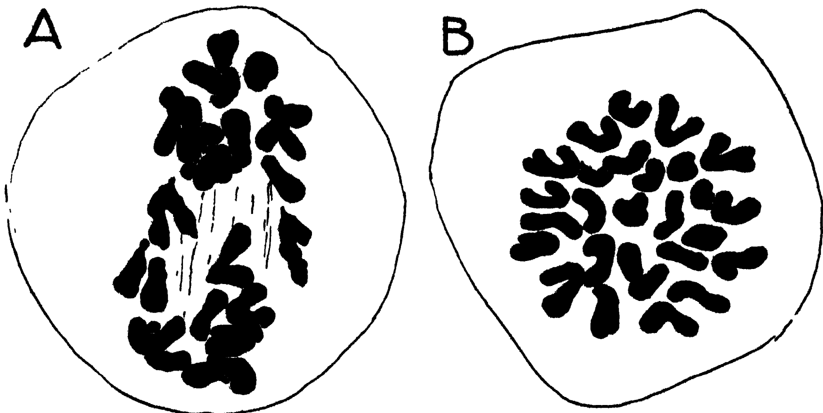


Fig. 6. *H. intybaceum.* *A:* P. M. Z. in semiheterotypischer Anaphase; *B:* Metaphase in Polansicht, 27 Chromosomen.

teilung eine Zellteilung, aber beide Kerne können auch frei, ohne Zellwandbildung, in der P. M. Z. liegen.

Fig. 7 *A, B* zeigt zwei P. M. Z. von *H. alpinum* in der Interkinese; in *A* sind die Chromosomen ziemlich gleichmässig auf die Tochterkerne verteilt, in *B* aber kommen in dem einen Kern (in zwei Schnitten) 26 längsgespaltete Chromosomen vor, während der andere nur ein Chromosom hat und der Kern entsprechend kleiner ist.

Nach der Interkinese folgt die homöotypische Teilung. Fig. 3 *F* zeigt neben einander zwei P. M. Z. in homöotypischer Metaphase von der Seite und in der Polansicht. Zufälligerweise hat in beiden Zellen der eine Kern nur drei Chromosomen, während die übrigen 24 in dem anderen liegen. Wie die Fig. zeigt liegen die Chromosomen alle sehr

regelmässig im Äquator orientiert und alle sind deutlich längsgespaltet. In Fig. 3 *G* ist die darauf folgende Anaphase in Polansicht abgebildet; der kleinere Kern hat 8 Chromosomen.

Oft degenerieren die Kerne in diesem Stadium oder etwas später, aber es können auch sehr unregelmässige Tetraden gebildet werden, wovon Fig. 8 *D* eine Abbildung gibt. Die Zytokinese greift hier sehr unregelmässig ein und zerklüftet die P. M. Z. in oft sehr verschieden grosse Pollenzellen, die aber meistens bald aufgelöst werden. Hier und

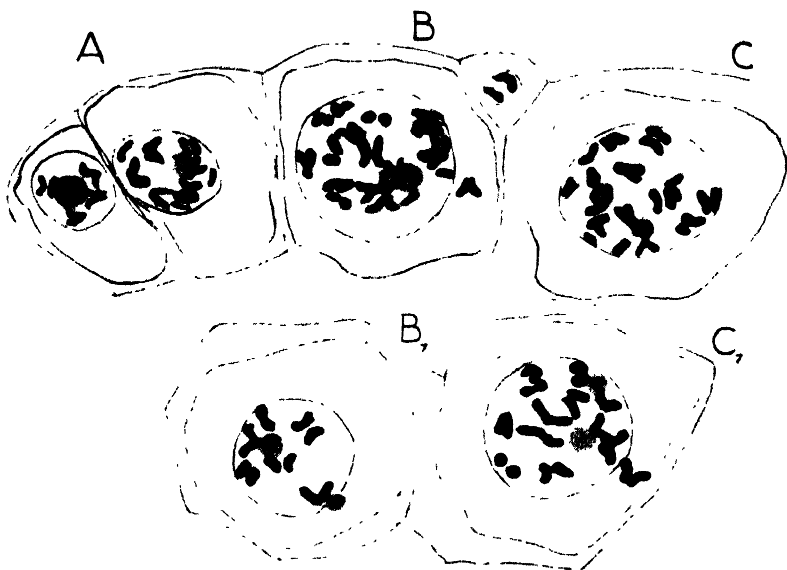


Fig. 7. *H. alpinum.* Drei P. M. Z. auf zwei Schnitten, in Interkinese; *A, B:* zweikernig; *C:* einkernig. Vgl. Text, Seite 324.

da sieht man auch Dyadenzellen, aber darauf werde ich unten näher eingehen.

Das charakteristische für diesen Typus ist also, dass alle Chromosomen vom Anfang an univalent sind. Eine Folge davon ist, dass die Chromosomen sich sehr unregelmässig über die Spindelfigur verteilen, und demnach Tochterkerne mit oft sehr ungleicher Anzahl von Chromosomen gebildet werden. Dieser Typus bedeutet also eine weitgehende Degeneration der normalen Reduktionsteilung. Die Pollenzellen degenerieren auch meistens bald nach ihrer Bildung.

Ich möchte hier auf eine interessante Beobachtung aufmerksam machen. In den parthenogenetischen *Euhieracium*-Arten ist das Anthe-

renfach während der ersten Teilung der P. M. Z. dadurch charakterisiert, dass die Pollenmutterzellen noch sehr dicht aneinanderliegen (vgl. z. B. Fig. 4 und 14). Es macht den Eindruck, als ob die Teilung zu einem früheren Zeitpunkt einsetze als bei den sexuellen Arten, wo die P. M. Z. ja bei der heterotypischen Teilung ziemlich frei und abgerundet im Antherenfach liegen. Nun kommt es nicht allzu selten

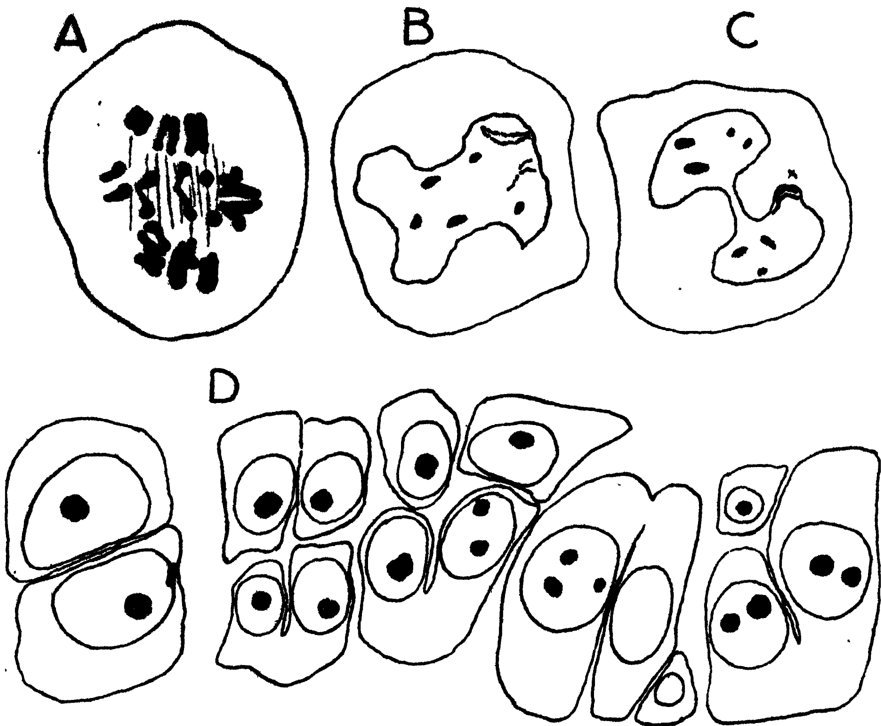


Fig. 8. *A: H. boreale*, P. M. Z. in heterotypischer Anaphase, univalente Chromosomen am Äquator längsgespaltet; *B, C: H. pseudoillyricum*, P. M. Z. mit Restitutionskernen; *D: H. boreale*, Zytokinese in den P. M. Z., Dyaden und Tetraden.

vor, bei Arten wie *H. alpinum, levigatum, umbellatum* (apomikt. Form), dass in den Pollenfächern der äusseren Blüten eines Köpfchens, wo die meisten P. M. Z. schon zu degenerieren beginnen, einige, plasmareiche P. M. Z. noch bestehen, die frei und abgerundet sind. Deren Kerne sind eben in der ersten Teilung begriffen. Und dabei sind merkwürdigerweise einige Gemini-Chromosomen deutlich zu erkennen; die Teilung folgt also dem *Boreale*-Typus.

Das Vorkommen solcher verspäteten Teilungen erklärt sich da-

durch dass während der, wie oben gezeigt, sehr frühzeitig einsetzenden semiheterotypischen Teilung dieselbe nicht gleichzeitig alle P. M. Z. eines Antherenfaches betrifft. Gruppen von 3—5 P. M. Z. mit den Kernen im Ruhestadium kommen hier und da zwischen in Teilung begriffenen vor. Später und fast nur in den Randblüten gehen diese P. M. Z. in die Teilung über, wenn die meisten anderen P. M. Z. schon aufgelöst sind. Und bei dieser Teilung werden, wie gesagt, einige Gemini gebildet. Interessant ist, dass es fast immer nur die Randblüten sind, die eine solche Geminibildung zeigen.

DIE ENTSTEHUNG DIPLOIDER POLLENZELLEN.

Die semiheterotypische Teilung verläuft indessen nicht immer nach diesem relativ einfachen Schema, wo der eigentliche Unterschied gegenüber der heterotypischen Teilung darin besteht, dass die Chromosomen nicht zu Gemini vereinigt werden, sondern univalent sind, mit der daraus resultierenden unregelmässigen Verteilung der Chromosomen.

Schon in meiner früheren Arbeit habe ich darauf hingewiesen, dass während des semiheterotypischen Teilungsverlaufes andere Prozesse hinzukommen, welche schliesslich zur Bildung diploider Pollenzellen führen können.

In der genannten Arbeit hatte ich einen dritten Typus, den *H. pseudoillyricum*-Typus ausgeschieden, wo die P. M. Z. sich schon vom Anfang an in der diploiden Chromosomenzahl teilten. Bei der fortgesetzten Untersuchung hat sich aber herausgestellt, dass hier eigentlich nur eine Variation oder ein Grenzfall des *Levigatum*-Typus vorliegt. Ich habe daher diese Frage von neuem aufgenommen und gebe im Folgenden einen Bericht über meine fortgesetzten Untersuchungen. Ich möchte die Resultate schon hier dahin zusammenfassen, dass die beobachteten eigentümlichen Komplikationen, die während der semiheterotypischen Teilung auftreten, sich dadurch erklären lassen, dass die homöotypische Teilung gewissermassen antizipiert wird und in früheren Stadien in die erste Teilung eingreift.

Da der Verlauf dieses Prozesses ziemlich verwickelt erscheint, will ich an der Hand einiger Figuren etwas näher auf eine Beschreibung dieser Verhältnisse eingehen. Fig. 9 gibt eine Reihe von Pollenmutterzellen von *H. boreale* während der ersten, der heterotypischen entsprechenden Teilung, wieder. Fig. *B*—*K* stellen P. M. Z. aus einem und demselben Antherenfach dar. Fig. *A* ist eine Metaphase mit zwei Gemini und einer Anzahl univalenten Chromosomen. Fig. *B* ist die Interkinese mit zwei ziemlich gleich grossen Tochterkernen,

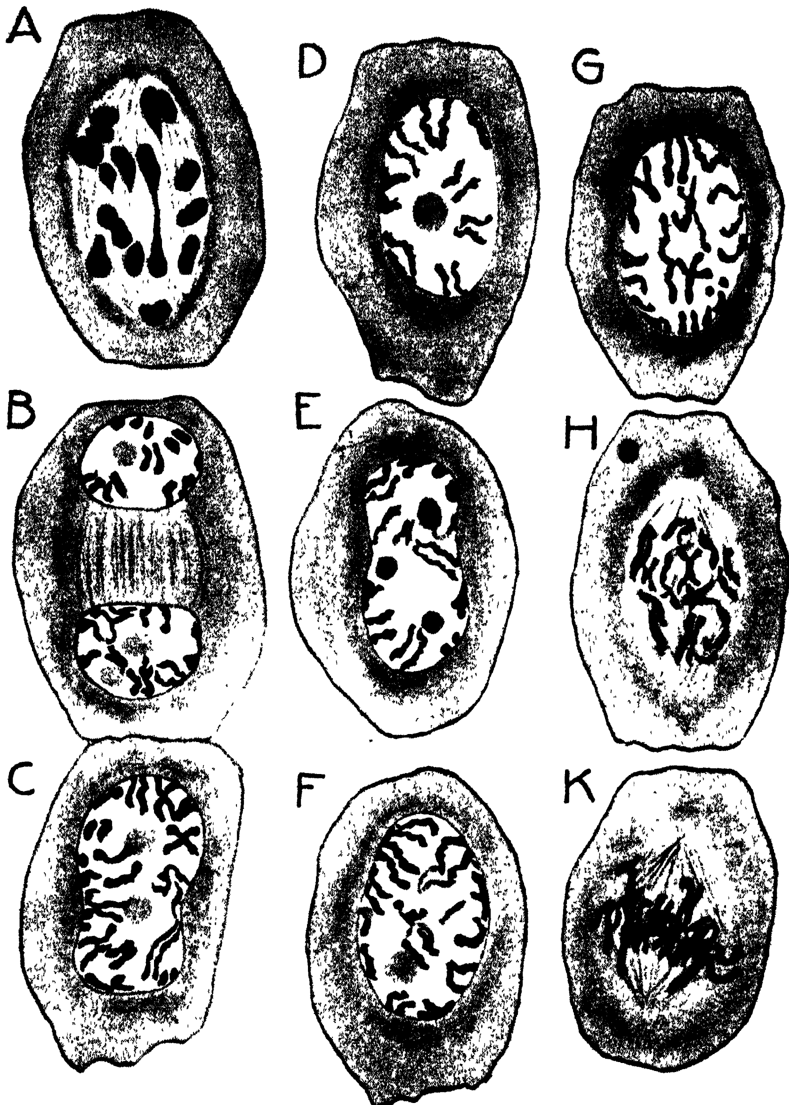


Fig. 9. *H. boreale*. *A:* P. M. Z. in semiheterotypischer Metaphase; *B—K:* P. M. Z. eines Antherenfaches mit Restitutionskernen und diploiden Metaphasen. Vgl. Text, Seite 321.

deren Chromosomen deutlich längsgespaltet sind. Dann folgen einige Pollenmutterzellen mit nur einem, aber sehr grossen Kern. Die Chromosomen dieser 1-kernigen Zellen befinden sich ganz entschieden

in demselben Entwicklungsstadium wie in der 2-kernigen Zelle *B*. Die Erklärung dieses eigenartigen Verhaltens ist die folgende. In allen diesen Zellen hat eine Teilung des Kerns begonnen; in *B* ist dieselbe auch vollendet, aber in den übrigen nicht; die Teilung ist etwa bis zur Anaphase gelangt. Dann wurde die Spindelfigur mit den Chromosomen durch eine neue Kernmembran vom Plasma abgegrenzt. In *C* und *E* bekommt der neue Kern ein amitosenähnliches Aussehen, in den übrigen Zellen sind die Kerne mehr abgerundet. Ich möchte für diese so entstandenen Kerne den Terminus *Restitutions*[1]-Kerne vorschlagen. Alle Chromosomen haben die Gestalt von Interkinesen-Chromosomen, und man könnte daher die Sache auch so ausdrücken, dass die Interkinese gewissermassen auf die Meta- oder Anaphase der ersten Teilung übergegriffen hat. Dergleichen Figuren kommen in der Literatur oft vor, aber es scheint mir, dass ihre wahre Natur nicht immer richtig aufgefasst wurde. Abgesehen von deren unrichtiger Deutung als Amitosen, ist ihre Beziehung zu der homöotypischen Teilung nicht klar angegeben.

Es liegt also hier der eigenartige Fall von 1-kernigen Pollenmutterzellen im Interkinesenstadium vor. Figg. *H* und *K* zeigen die später erfolgende Teilung dieser Kerne, die also eigentlich die homöotypische Teilung vorstellt, während die heterotypische unterdrückt wurde. In dem vorliegenden Falle sind die Chromosomen sehr ausgezogen und die Kernteilungsfigur einer somatischen Teilung ähnlich. Die Zahl der Chromosomen ist natürlich die diploide, in unserem Falle also 27. Nicht immer haben die Chromosomen diese lang ausgezogene Gestalt, sondern sind mehr kurz und dick, wie unten näher gezeigt werden wird. In solchem Falle lässt sich die exakte Chromosomenzahl sehr leicht feststellen.

In dieser Weise lassen sich nun eine Menge eigentümlicher Stadien der semiheterotypischen Teilung gut erklären, die sonst sehr schwerverständlich erscheinen.

Scheinbare Amitosen kommen hier sehr oft vor: zweikernige P. M. Z., wo die Kerne durch einen fein ausgezogenen Kernteil verbunden sind (Fig. 8 *C*); hier ist die Bildung des Restitutionskerns wahrscheinlich während einer späteren Anaphase eingetreten. Oder die Restitutionskerne sind mehr abgerundet, wenn eine Metaphase getroffen wurde.

Fig. 10 stellt einen anderen, sehr instruktiven Fall dar. Figg.

[1] In einer neulich erschienenen Arbeit (1926 a) habe ich den Terminus Regressionskern vorgeschlagen, aber es scheint mir, dass Restitutionskern besser der Entstehungsweise dieses Kerntypus entspricht.

A—E zeigen eine Serie P. M. Z. desselben Antherenfaches im *H. pseudoillyricum*, aus denen klar hervorgeht, dass hier wirklich eine antizipierte homöotypische Teilung vorliegt. Alle Zellen sind 1-kernig, einige deuten auch ein beginnende Zytokinese an. Es scheint mir ganz klar, dass hier eine semiheterotypische Teilung begonnen hat, die aber dann zurückgegangen ist und durch Restitutionskerne ersetzt wurde. Die etwas langgestreckte Form der Kerne in *B* und *C* deutet vielleicht auf eine vorangegangene Anaphase hin. Die Chromosomen sind deut-

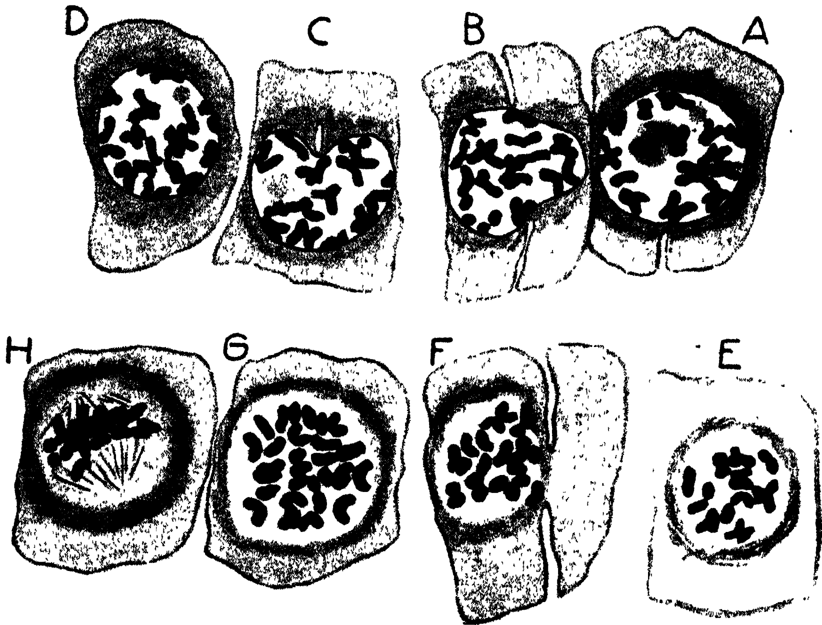


Fig. 10. *H. pseudoillyricum*. P. M. Z. eines und desselben Antherenfaches; *A—D*: Restitutionskerne in Interkinese; *E—H*: diploide Metaphasen.

lich längsgespaltete Interkinese-Chromosomen. Die Zellteilung hat schon in den Zellen *A—C* und *F* begonnen, wodurch die P. M. Z. in Dyaden aufgeteilt werden. In *E* hat die homöotypische Teilung begonnen, in *G* ist eine Metaphase in Polansicht mit allen 27 Chromosomen abgebildet. In *H* sieht man, dass die Chromosomen deutlich längsgespaltet sind; es liegt eine diploide Kernteilungsfigur vor, die also eigentlich der homöotypischen Teilung entspricht. In *F* haben wir einen eigentümlichen Fall, wo die P. M. Z. deutlich geteilt ist, der Kern aber in der einen Hälfte der P. M. Z. liegt. Diese letzte Figur

illustriert übrigens sehr gut die Unabhängigkeit der Zytokinese von der Kernteilung der P. M. Z.

In vielen Fällen sieht man nun sehr eigentümliche Kombinationen

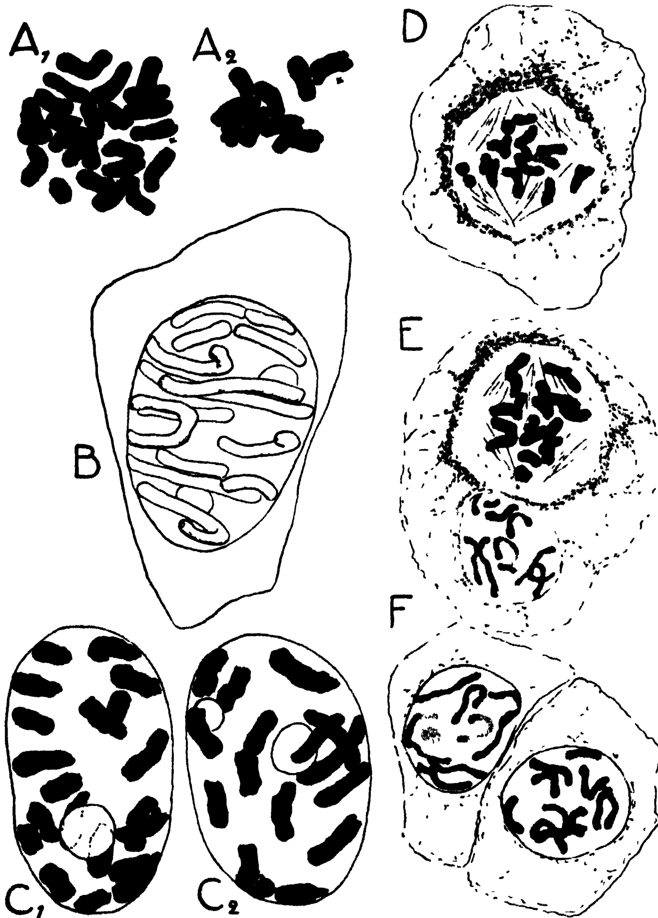


Fig. 11. *A—C: H. pulmonarioides*. A_1 A_2: Metaphase einer vegetativer Kernteilung mit 36 Chromosomen; *B:* P. M. Z. in früher Prophase; C_1 C_2: P. M. Z.-Kern in semiheterotypischer Prophase. *D—F:* 3 P. M. Z. eines Antherenfaches von *H. umbellatum* (apogam. Form) in Interkinese. Vgl. Text, Seite 324.

von semiheterotypischen Teilungsstadien mit Bildung von Restitutionskernen. Fig. 7 illustriert einen solchen, sehr instruktiven Fall. Die Figur stellt einen Teil eines Antherenfaches in zwei Schnitten dar. *A* und *B* sind zwei P. M. Z. in Interkinese nach einer semiheterotypischen

Teilung; in *B* sind die Tochterkerne sehr ungleich gross. Die Zelle *C* ist einkernig (ein Chromosom in *C*, rechts unten, ist aus dem Schnitte herausgefallen). Es sind im Ganzen 27 Chromosomen vorhanden, und es ist klar, dass hier ein Restitutionskern vorliegt, der ausserdem in Interkinese begriffen ist.

In Fig. 3 *E* ist gleichfalls eine Metaphase eines Restitutionskerns abgebildet mit allen 27 Chromosomen. Dergleichen P. M. Z. kommen sehr of zusammen mit 2-kernigen P. M. Z. von dem Aussehen wie in *F* vor. Ein sehr lehrreicher Fall von gleichzeitigem Auftreten ein- und zweikerniger P. M. Z. im Interkinesenstadium ist in Fig. 11 *D*—*F* abgebildet. Alle drei Zellen liegen nebeneinander in demselben Antherenfach. *E* und *F* sind zweikernig, *D* einkernig. Die Kerne in *F* sowie der untere Kern in *E* stellen typische Interkinesen dar. Der obere Kern in *E* und der Kern in *D* zeigen den Übergang zu homöotypischen Metaphasen. Es ist diese Verschiedenheit der Teilungsstadien in einer und derselben P. M. Z. von gewissem Interesse. Sie erinnert sehr an das Verhalten der chalazalen und mikropylaren Kerne in der zweikernigen Embryosackmutterzelle von *Lilium*. Vielleicht ist die Ursache hier dieselbe. Der Nahrungsstrom scheint in der Richtung von *D* zu *F* zu gehen. Die Tapetenzellen liegen in diesem Stadium den Pollenmutterzellen dicht an und vermitteln wohl den Übertritt der Nährflüssigkeit. Der Kern in *D* ist in Analogie mit den obigen Darstellungen sicher als ein Restitutionskern aufzufassen.

Fassen wir die obigen Auseinandersetzungen zusammen, so finden wir, das hier ein Mechanismus vorliegt, der in einfacher Weise zur Bildung von diploiden Tochterzellen der P. M. Z. führt. Eine weitere Teilung der P. M. Z. erfolgt nicht, sondern das Endresultat sind *Dyadenzellen.*

Es scheint also ein Zusammenhang zwischen Dyadenbildung und Restitutionskernen zu bestehen, worauf ich die Aufmerksamkeit lenken möchte. Wenn im Gonotokonten eine der beiden Kernteilungen unterdrückt wird, so muss die Folge davon die Bildung von Dyadenzellen sein. In der Literatur wird oft die Entstehung von Dyaden so gedeutet, dass die homöotypische Teilung inhibiert worden sei. Es scheint mir, dass die obige Darstellung die Entstehungsweise der Dyaden in ein richtigeres Licht setzt. Sie erklärt ja sowohl die Zweiteilung der P. M. Z. wie auch die diploide Zahl der Kerne. Einige Untersuchungen der letzten Jahre von sog. haploiden Mutanten haben ja deutlich dargetan, dass diese »Giant Cells» in Wirklichkeit diploid sind (vgl. z. B. BELLING 1923).

Ich möchte hier schon einen Vergleich dieses Prozesses mit gewissen Entwicklungsstadien der Embryosackmutterzelle parthenogenetischer *Taraxacum*-Arten anstellen. Eben der oben nachgewiesene Zusammenhang zwischen Dyadenbildung im Gonotokont mit Restitutionskernen hat mich zu dem Gedanken geführt, ob nicht die so sehr eigenartige Bildung des Embryosackes in *Taraxacum* eine Erklärung finden könnte. In *Taraxacum* haben JUEL, OSAWA u. a. gezeigt, dass die Embryosackmutterzelle einmal sich teilt, also Dyaden bildet, mit den diploiden Chromosomenzahl. Es scheint mir die Vermutung berechtigt, dass hier auch Restitutionskerne gebildet werden, und dass dadurch die merkwürdige einmalige Teilung der Embryosackmutterzelle ihre natürliche Erklärung finden könnte.

In meiner früheren Arbeit (1917) habe ich ferner einen Kontraktionsprozess des Pollenmutterzellkerns beschrieben, der gleichfalls zur Bildung diploider Kernteilungen führen kann. Meine neuen Untersuchungen zeigen nun, dass wir hier eine noch stärker ausgesprochene Antizipierung der homöotypischen Teilung haben. Die Interkinese greift hier schon in die Prophase der semiheterotypischen Teilung ein. Die erste Teilung wird ganz unterdrückt. Durch das Unterbleiben der Konjugation der elterlichen Chromosomen ist ja die Voraussetzung für eine regelrechte Wanderung der Chromosomen nach den Polen weggefallen. Die homöotypische Teilung setzt dann ein, und in den nachstehend zu beschreibenden Fällen tritt dieses Prozess in einem sehr frühzeitigen Stadium ein.

Ich führe hier einige neue, sehr instruktive Beispiele an.

In Fig. 12 ist ein Teil eines Antherenfaches von *H. lacerum* abgebildet mit fünf P. M. Z. in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Zelle *A* zeigt eine semiheterotypische Prophase mit univalenten Chromosomen. Unmittelbar neben dieser liegt die Zelle *B* mit stark kontrahiertem Kern; die Chromosomen liegen zwar sehr dicht gedrängt, aber bei genauem Zusehen lässt sich ziemlich gut feststellen, dass einige Chromosomen längsgespaltet sind. In *C* und noch mehr in *D* und *E* tritt diese Längsspaltung deutlicher hervor. In späteren Stadien geht ein solcher Kern in eine diploide Metaphase über.

Ein ähnliches Verhalten ist ziemlich oft in den Antherenfächern anzutreffen. Ganz besonders auffallend ist der plötzliche Übergang von der semiheterotypischen Prophase zu dem genannten Kontraktionsstadium. Sehr charakteristisch ist auch die dicke Plasmazone um den Kern herum, die wahrscheinlich eine Veränderung der Permea-

bilität zwischen Plasma und Kern andeutet. Ich werde hierauf näher eingehen in Zusammenhang mit einer Beschreibung des Teilungsvorganges in *H. pseudoillyricum*.

Diese beiden ebenerwähnten Variationen des Teilungsvorganges der P. M. Z. können in derselben Blüte auftreten.

DER PSEUDOILLYRICUM-TYPUS.

In meiner früheren Arbeit habe ich schliesslich einen Typus ausgeschieden, der *H. pseudoillyricum*-Typus, der dadurch charakterisiert wurde, dass der Kern direkt in eine somatische Metaphase mit mehr oder weniger langgestreckten Chromosomen übergehen sollte. Und ich fasste diesen Typus gewissermassen als einen Grenzfall des Dege-

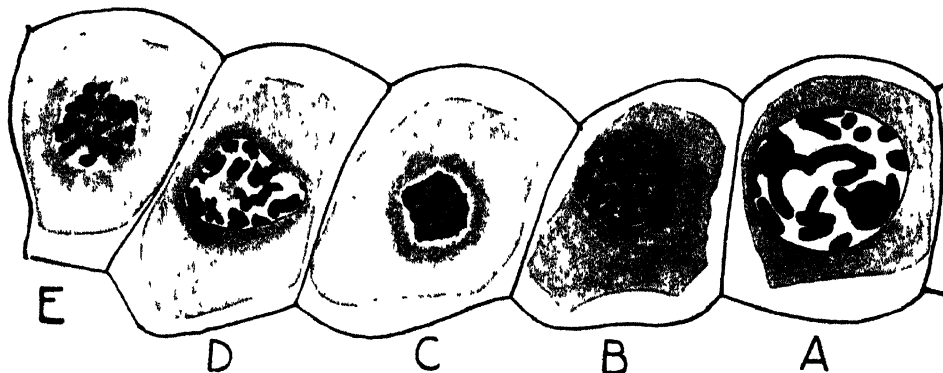


Fig. 12. *H. lacerum*. P. M. Z. eines Antherenfaches; *A:* semiheterotypische Prophase; *B—E:* Kontraktionskerne. Vgl. Text, Seite 325.

nerationsprozesses der Reduktionsteilung auf. Dieser Typus schien mir damals eine interessante Analogie zu dem Verhalten der Embryosackmutterzelle parthenogenetischer Arten vom *Antennaria*-Typus darzubieten. Die fortgesetzte Untersuchung hat indessen ein interessantes Resultat ergeben. Es stellte sich heraus, dass auch hier ein Kontraktionsstadium des P. M. Z.-Kerns vorkommt, nur mit dem Unterschied, dass dasselbe schon eintritt, bevor die Kerne noch in die semiheterotypische Prophase eingetreten ist.

Fig. 13 *A—H* zeigt einige P. M. Z. desselben Antherenfaches von *H. pseudoillyricum*. In *A* befindet sich der Kern in einer frühen Prophase, mit feinnetzigem Chromatingerüst. Dann folgt direkt ein Kontraktionsstadium, *B—D*. In späteren Stadien, *E—G*, treten die

Chromosomen schärfer hervor und zeigen eine deutliche Längsspaltung. Der Kern wird grösser und schliesslich kommen wir zu einem Stadium

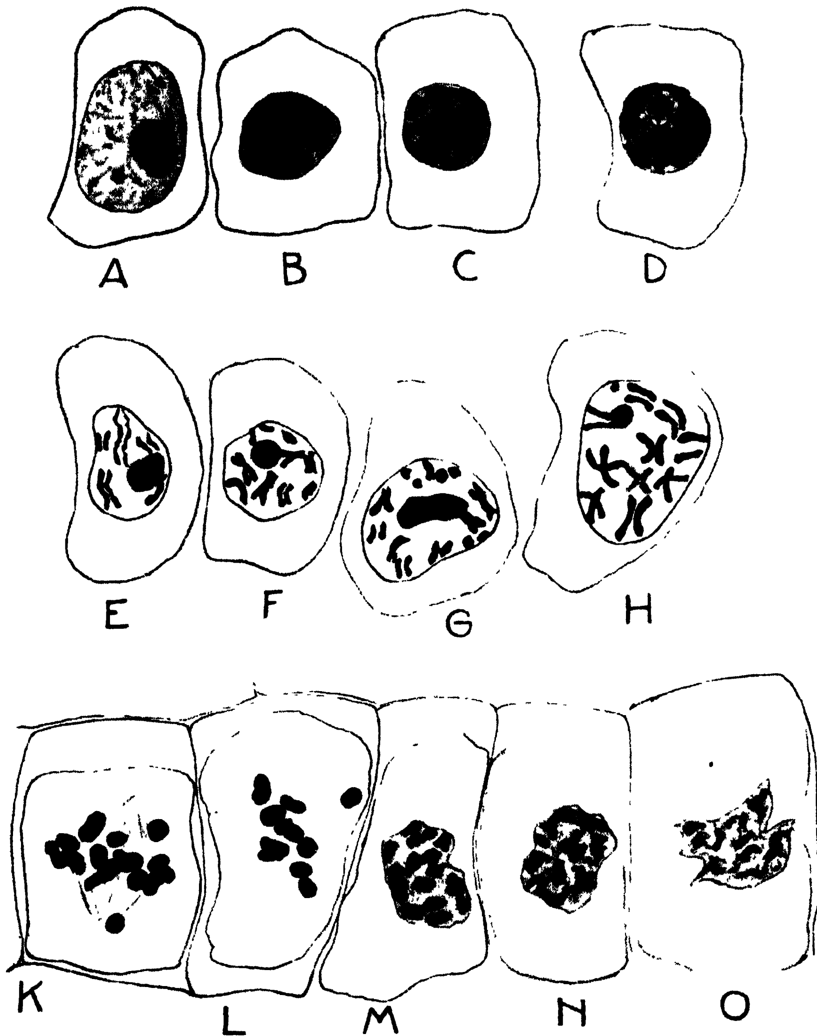


Fig. 13. *H. pseudoillyricum. A—H:* P. M. Z. aus einem Antherenfache, *A:* Prophase; *B—F:* Kontraktionskerne; *G, H:* 1-kernige Interkinese; *K—O:* Teil eines Antherenfaches mit semiheterotypischen Metaphasen und Kontraktions-, resp. Restitutionskernen.

wie in *H,* wo ganz deutliche Interkinese-Chromosomen vorliegen. Der Kern geht dann in eine diploide, fast somatische Teilung über.

Für Fig. 13 *K—O* scheint die Erklärung etwas schwieriger. Ich stelle mir die Entwicklung folgendermassen vor.

Die Zellen *K* und *L* sind in semiheterotypischer Metaphase; *M*

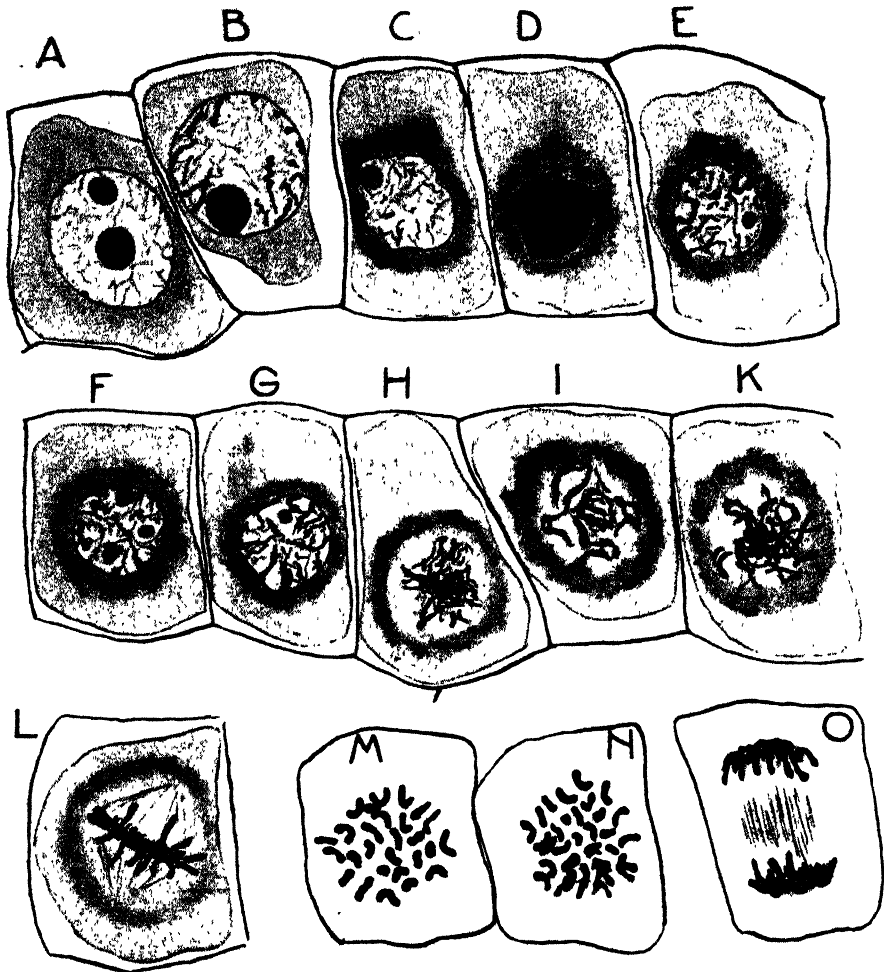


Fig. 14. *H. pseudoillyricum.* *A—K:* Teil eines Antherenfaches mit P. M. Z.-Kernen in Prophase, Kontraktionsstadium und beginnender Metaphase; *L:* diploide Metaphase; *M—O:* diploide Anaphase.

und *N* zeigen eine Art Restitutionskerne, jedoch ziemlich stark kontrahiert. Die Chromosomen derselben sind ganz entschieden längsgespaltet. Die amitosenähnliche Kernfigur in *O* erklärt sich wohl als ein zu einem Restitutionskern umgebildeter Anaphasenkern.

In *H. pseudoillyricum* kan also auch eine semiheterotypische Teilung vorkommen, aber in den weitaus meisten Fällen wird dieser Teilungsprozess in frühzeitigem Stadium gehemmt, durch das Einsetzen des obengenannten Kontraktionsstadiums.

Ein besonders schöner Fall wird in Fig. 14 dargestellt. Die Zellen *A*—*L* sind demselben Antherenfach entnommen; *A*—*K* stellen eine ununterbrochene Reihe dar, zwischen *K* und *L* kamen einige P. M. Z. mit dem Kern in etwa demselben Stadium wie in *K* vor. *A* zeigt ein Ruhestadium, mit einem fast achromatischen Kerngerüst. Nur am Rande des Kerns treten prochromosomenähnliche Chromatinkörper auf. In *B* ist eine frühe Prophase dargestellt. Die Chromosomen

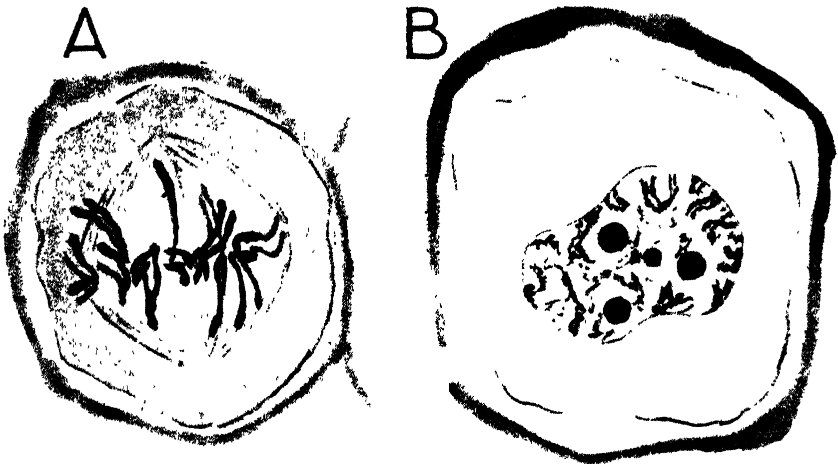


Fig. 15. *H. intybaceum.* P. M. Z. mit diploider Metaphase; *B:* Restitutionskern mit längsgespalteten Chromosomen.

treten als mehr oder weniger gebogene, stark färbbare Fäden auf. Und dann setzt das Kontraktionsstadium in *C*—*F* unvermittelt ein. Sehr charakteristisch ist die oben besprochene dicke Plasmazone, die erst in diesem Stadium auftritt. Der Kern ist in diesem Stadium sehr undurchsichtig, und eine etwaige Längsspaltung ist schwierig zu konstatieren. In *G* ist der Kern schon durchsichtiger, wie bei einer Diakinese, die Chromosomen sind aber noch ziemlich dünn, jedoch deutlich längsgespaltet. Dann geht der Kern (in *H*) in die Metaphase über. die Kernmembran schwindet und die längsgespalteten, noch sehr langen Chromosomen liegen in der Mitte durcheinander geschlungen. Schliesslich ordnen sich die Chromosomen am Äquator (*L*). Solche Spindelfiguren erinnern sehr an somatische Teilungsstadien. Die Chro-

mosomen sind nicht mehr kurz und dick, wie in der semiheterotypischen Teilung. In *M—O* sind die P. M. Z. in der Anaphase, von der Seite und in Polansicht abgebildet. Dergleichen, fast somatische Spindelfiguren habe ich auch in *H. intybaceum*, aber seltener, angetroffen (Fig. 15 *A*). Dieses Stadium scheint indessen hier aus einem Restitutionskern (Fig. 15 *B*) hervorgegangen zu sein.

Die eben beschriebenen, eigentümlichen Teilungsvorgänge im Antherenfach von *H. pseudoillyricum* sind meines Erachtens von nicht geringem Interesse. Als charakteristische Erscheinung ist das ziemlich allgemein vorkommende somatische Aussehen dei Kernteilungsfiguren anzuführen: diploide Meta- und Anaphasen mit im allgemeinen langgestreckten Chromosomen. Die Tatsache, dass hier auch ein Kontraktionsstadium auftritt, deutet darauf hin, dass die P. M. Z.-Teilung doch nicht ganz einer somatischen Teilung gleichgestellt werden kann, sondern richtiger als ein Grenzfall des Übergreifens der homöotypischen Teilung aufzufassen ist. Ich stelle mir den Vorgang folgendermassen vor. Die beiden Teilungsprozesse in der Meiosis, die erste (heterotypische) und die zweite (homöotypische), die sich normalerweise nacheinander abspielen, setzen hier fast gleichzeigtig ein. Die Ursache davon ist der totale Wegfall der Geminibildung. Ehe noch die Spindel fur die erste Teilung zustande kommt, wandelt sich der Kern mittels einer Kontraktion, die gewissermassen als Vorbereitung zu der Metaphase angesehen werden kann, in einen Interkinesenkern um. Und erst danach tritt er in das Metaphasenstadium ein, das also einer homöotypischen Kernteilung gleichgestellt werden darf. Durch die unterbliebene Geminibildung ist weithin die Voraussetzung fur eine diploide Teilung der P. M. Z. gegeben. Das Resultat ist dasselbe wie bei den Restitutionskernen: nur eine einzige Teilung der P. M. Z., d. h. die Bildung von Dyaden statt Tetradenzellen.

Wie gesagt, können sowohl Restitutionskerne als auch Kontraktionsstadien in demselben Blütenköpfchen vorkommen. In *H. pseudoillyricum* ist jedoch die letztgenannte Erscheinung die weitaus häufigst vorkommende. Es besteht also eigentlich kein prinzipieller Unterschied zwischen diesen beiden Teilungsvariationen. Es ist nur der Zeitpunkt für das Einsetzen der homöotypischen Teilung, der die verschiedene Art der Teilung bestimmt.

ALLGEMEINER TEIL.

Ich möchte hier zuerst einen kurzen Überblick über die semiheterotypische Teilung und ihre Komplikationen an der Hand einer

schematischen Darstellung, Fig. 16, geben, um ein klares Verständnis dieser verwickelten Vorgänge zu ermöglichen. Ich will ein konkretes Beispiel wählen und hier eingehend diskutieren. Meiner früheren Arbeit (1917) entnehme ich die hier publizierte Figur 16 A_1—E_1. Diese stellt 5 Pollenmutterzellen von *H. lacerum* dar, die sehr instruktiv für das Verständnis dieser Fragen sind. Oben und unten sind genau dieselben Zellen schematisch eingezeichnet, um anzugeben, wie

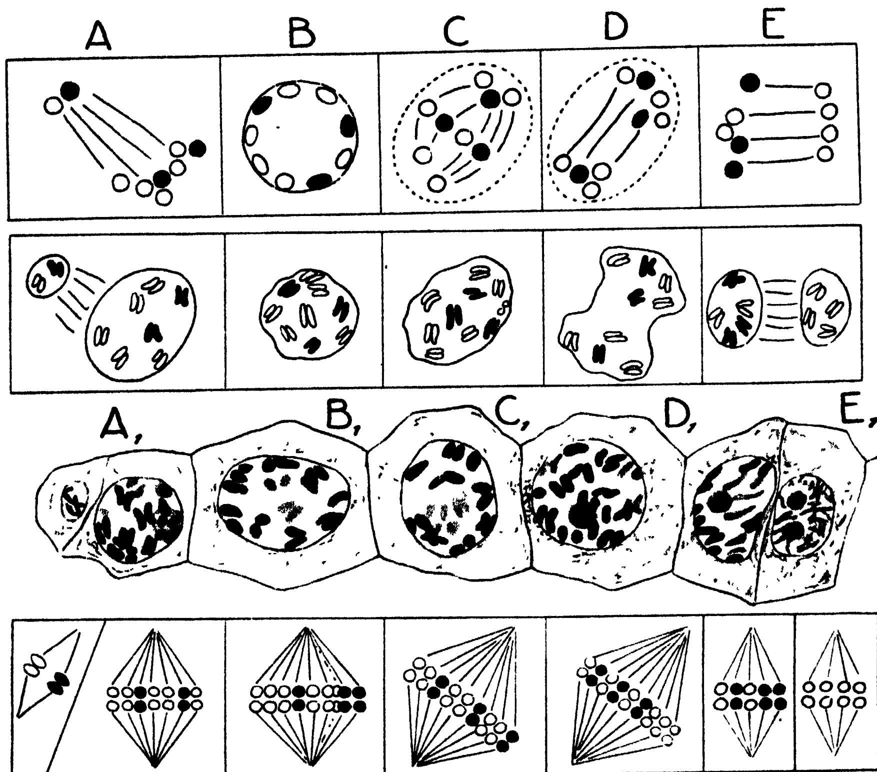


Fig. 16. Schema der semiheterotypischen Kernteilung. Vgl. Text, Seite 331.

ich mir das Verhalten der genannten Zellen in früheren, resp. späteren Entwicklungsstadien vorstelle.

In der oberen Reihe sind Prophasen, resp. Anaphasen der semiheterotypischen Teilung dargestellt; in der zweiten Reihe schliesslich die Metaphase der homöotypischen Teilung. Die Zahl der Chromosomen in den schematischen Figuren ist 9, 6 von der einen und 3 von der anderen Elternpflanze, also entsprechend der Chromosomenzahl 27 (18 + 9). Die Zelle *A* ist in semiheterotypischer Anaphase be-

griffen mit nur zwei Chromosomen an dem einen Pole und 7 an dem anderen. In der zweiten Reihe ist die darauf folgende Interkinese gezeichnet, und die Zelle A_1 zeigt deutlich zwei sehr verschieden grosse Kerne mit typischen Interkinese-Chromosomen; diese P. M. Z. ist auch durch eine Wand in zwei Zellen geteilt. Die Zelle E steht in genau demselben Stadium; die Verteilung der Chromosomen ist hier aber gleichmässiger, was in den schematischen Figuren auch angedeutet wird. Dann haben wir die drei dazwischenliegenden Zellen B_1—D_1, die alle drei 1-kernig sind. Die Chromosomen haben jedoch ganz dasselbe Aussehen wie in A_1, resp. E_1, sind also Interkinese-Chromosomen. Wie ich mir das Aussehen dieser Kerne in früheren Stadien denke, zeigen die schematischen Figuren B—D in den zwei oberen Reihen. In B ist eine semiheterotypische Prophase mit univalenten Chromosomen dargestellt. Es folgt ein Kontraktionsstadium, worin die Chromosomen Längsspaltung erfahren (zweite Reihe). Sodann vergrössert sich der Kern wieder (B_1), und das Resultat ist also eine 1-kernige P. M. Z. in Interkinesenstadium (B_1). Der Kern der Zelle C_1 kann aus einem semiheterotypischen Metaphasenstadium entwickelt sein, das in Restitutionskern-Stadium überging; D_1 stammt in derselben Weise von einer Metaphase her. In beiden Fällen können abgerundete Interkinesenkerne gebildet werden.

Die unterste Reihe soll andeuten, wie ich mir die weitere Teilung dieser Interkinesenkerne denke. In allen Fällen bilden sich regelmässige Spindelfiguren mit längsgespalteten Chromosomen. In A, resp. E ist eine Art Reduktion eingetreten, B—D stellen aber diploide Kernteilungen dar.

Das Resultat werden also Pollenmutterzellen sein, deren Kerne diploid sind.

Wenn man nun diese Befunde auf die Embryosackentwicklung anwendet, so könnte man vielleicht einen Ausweg finden, um die diploide Kernteilung der E. M. Z. parthenogenetischer Pflanzen zu erklären. Für *Taraxacum* habe ich schon einen Erklärungsversuch angegeben, wo die E. M. Z. sich einmal teilt, also eine Dyade bildet. Hier kommen ja, nach JUEL'S und OSAWA'S Untersuchungen, Prophasenfiguren vor, die stark an Restitutionskerne erinnern.

In dem *Antennaria*-Schema schien jedoch der E. M. Z.-Kern vom Anfang an diploid abgestimmt zu sein. Vielleicht wäre es möglich in den E. M. Z. dieser Pflanzen Stadien anzutreffen, die mit den für *H. pseudoillyricum* beschriebenen in Zusammenhang gebracht werden können. Es liegt ja hier nahe dergleichen Strukturen zu übersehen, da

geeignete Entwicklungsstadien bei der Embryosackbildung relativ selten anzutreffen sind.

Wie ich eingangs erwähnte, ist in der letzten Zeit eine Verdoppelung der Chromosomenzahl für den Nachkommen von Bastarden mehrmals angegeben worden. Ich möchte daher diese Fälle kurz analysieren, um nachzusehen, ob nicht vielleicht auch hier Andeutungen einer semiheterotypischen Teilung herauszufinden wären. Ich habe in einer neulich erschienen Arbeit (1926 b) die Befunde von BLEIER über Verdoppelung der Chromosomenzahl bei dem Aegilotrichum-Bastard besprochen (TSCHERMAK und BLEIER, 1926). Ich möchte hier der Vermutung Ausdruck geben, dass vielleicht bei einer zytologischen Untersuchung der F_1-Generation eines solchen Bastards in den P. M. Z. Spindelfiguren mit lauter univalenten Chromosomen, vielleicht auch Dyadenzellen angetroffen werden können. Wenn dies der Fall wäre, würden hier dieselben Verhältnisse vorliegen, wie in unseren Euhierazien, die schliesslich zur Entstehung von diploiden Pollenzellen führen könnten.

CLAUSEN und GOODSPEED'S (1925) interessanter fertiler Bastard zwischen *Nicotiana Tabacum* und *glutinosa,* mit 24, resp. 12 Chromosomen, ist ebenfalls durch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl charakterisiert. Dieser Fall ist aber schwieriger zu erklären. Zwar wurde nicht das F_1-Individuum selbst zytologisch untersucht, aber es wies eine sehr ausgesprochene Fertilität auf. Dies deutet wohl darauf hin, dass bei der Entstehung dieses Bastards irgendwo eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stattgefunden hat. BELLING und BLAKESLEE (1923) haben zwei sehr interessante haploide *Datura*-Mutanten beschrieben, »from a number of plants of abnormal appearence secured in an attempt to induce chromosomal irregularities by the application of cold as a stimulus». In der Metaphase der ersten Teilung der P. M. Z. treten 12 univalente Chromosomen auf. In den Wurzelspitzen ist die Chromosomenzahl auch 12. »Non-reduction takes place in some cells, resulting in 2 giant cells from each pollen-mother-cell.» — »Apparently the giant cells form the surviving pollen-grains of the haploid.» Es ist meiner Ansicht nach sehr wahrscheinlich, dass diese Riesenzellen oder Dyaden eben aus Restitutionskernen herstammen. Die ungepaarten Chromosomen der ersten Teilung deuten wohl eine semiheterotypische Teilung an, und die Dyadenbildung ist eine natürliche Folge davon. Die Untersuchung des Nachkommens dieser Mutante hat ja auch als Resultat ergeben, dass die fertilen Gameten dieser haploiden Mutante 12 Chromosomen haben müssten, also gewissermassen diploid waren.

Neulich hat MICHAELIS (1926) eine Untersuchung über die Einwirkung niedriger Temperaturen auf die Reduktionsteilung in *Epilobium* publiziert. Es scheint, als ob hier auch semiheterotypische Kernteilungsbilder vorlägen. Er sagt: »Die Anordnung der Chromosomen zu einer Äquatorialplatte kann unterbleiben. Sie sind unregelmässig verstreut und einzelne sind gar nicht in die Spindel einbezogen.» Dyadenzellen hat er auch angetroffen, aber er meint, dass sie ihre Entstehung dem Wegfall der homöotypischen Teilung verdanken. Wie aus dem Obigen hervorgeht, glaube ich indessen eher, dass auch hier die heterotypische Teilung gehemmt wurde, indem die homöotypische Teilung bereits in einem frühen Stadium einsetzte. Kernverschmelzungen werden beschrieben, aber in den meisten Fällen mögen wohl diese eher als Restitutionskerne aufzufassen sein, die später zur Bildung von Dyaden mit diploider Chromosomenzahl führen.

In einer neulich erschienenen Arbeit (1926) haben SAKAMURA und STOW sehr interessante Anomalien und Unregelmässigkeiten in durch »höhere Temperatur beeinflussten Pollenmutterzellen» von *Gagea* beobachtet. Ihre Resultate erinnern sehr an den obengenannten Verhältnissen in *Hieracium*. »Die Teilungstechnik der heterotypischen Teilung vird gestört und die schon längsweise gespaltenen Chromosomen zerstreuen sich . . . in den Tochterzellen.» — »Aus solchen Dyadenzellen werden wahrscheinlich direkt Pollenkörner erzeugt, die meistens die Chromosomen in diploider Anzahl beherbergen. Also hier Ausbleiben der homöotypischen Kernteilung (non-division)! Die Vermutung, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl oft durch interkinetischen Kernzustand bedingt werden könne, ist schon früher durch die Untersuchung der chloralisierten somatischen Zellen wahrscheinlich gemacht worden.» — »Durch die einzentrische Rekonstruktion eines Riesenkernes aus allen Chromosomen und durch Fehlen der Zellteilung in der ersten Teilung entsteht eine Riesenzelle (eine Art von non-reduktion), aus der direkt oder durch eine nochmalige Teilung diploide oder unter Umständen tetraploide Pollenkörner abgeleitet werden dürften.»

Was hier durch experimentelle Einwirkung herbeigeführt wird entspricht also ziemlich genau dem Verhalten in den P. M. Z. der parthenogenetischen *Hieracium*-Arten. Nur mit dem Unterschied, dass in *Hieracium* ein Zusammenhang zwischen den semiheterotypischen und homöotypischen Teilung nachgewiesen wurde. Die »Riesenkerne» in *Hieracium* gehen in eine ganz regelmässige Metaphase über mit der somatischen Chromosomenzahl. Die P. M. Z. sind auf zwei nacheinan-

der folgenden Kernteilungen abgestimmt, und daraus erklären sich die »Anomalien» wenn der eine Kernteilungsvorgang gestört wird..

Vielleicht liegt etwas ähnliches auch in den chloralisierten Wurzelspitzen vor. Auch hier ist eine lebhafte Kernteilung und die Kernteilungen scheinen ziemlich rasch nach einander zu folgen. Wenn durch die Chloralisierung eine Teilung gestört wird, setzt eine neue später rasch an.

Gemeinsam für alle solche Fälle ist wohl, dass während der Diakinese aus irgend einer Ursache (Kälte, Chloralhydrat, Bastardierung, »Unverträglichkeit» der artfremden Chromosomen u. dgl.) die Konjugation zwischen den elterlichen Chromosomen unterblieb oder abgeschwächt wurde. Dadurch ist, meiner Ansicht nach, die Voraussetzung für eine regelrechte heterotypische Teilung aufgehoben. Sie wird in einem früheren oder späteren Stadium gehemmt und durch die gleichzeitig einsetzende homöotypische Teilung ersetzt. Und unter diesen Voraussetzungen muss sie zu einer diploiden Teilung führen.

Ich will aber ausdrücklich betonen, dass ich mir dessen durchaus bewusst bin, dass gegen diese meine Vermutung auch schwerwiegende Einwendungen angeführt werden können. Auch wenn es sich herausstellen sollte, dass im Antherenfach dieser Bastarde Dyadenzellen aus Restitutionskernen gebildet werden, so wird wohl der Prozentsatz diploider Pollenzellen relativ gering sein. Dann sollte man auch erwarten, dass bei der Embryosackbildung dergleichen Teilungen sich einstellten und zwei solche Gameten zusammenträfen. Dies dürfte in Wirklichkeit sehr selten eintreffen. Es ist aber zu bedenken, dass die vorliegenden Untersuchungen darauf hindeuten, dass nur die diploiden Gameten, wie z. B. bei dem haploiden *Datura*-Bastard oder bei KIHARA's (1924) *Aegilops*-Bastard, fertil sind. Und dann ist wohl ein Zusammentreffen solcher Gameten sehr viel leichter zu erwarten.

Das Hauptresultat dieser Untersuchung über die Pollenbildung parthenogenetischer *Hieracium*-Arten ist also meiner Ansicht nach, dass ein Kernteilungsmechanismus nachgewiesen worden ist, der tatsächlich zur Bildung diploider Pollenzellen führt. Weitere Untersuchungen werden wohl zeigen, inwiefern sich derselbe auch zur Erklärung anderer Fälle verwenden lässt.

SUMMARY.

1. An investigation has been made of the behaviour of the chromosomes in the pollen mother cell divisions of some parthenogenetic species of *Euhieracium*.

2. The diploid number of chromosomes in *Euhieracium* is 18, 27 and 36, 18 being characteristic for sexual forms as *H. umbellatum*, 27 and 36 for parthenogenetic forms; the most common number among these latter seems to be 27.

3. In sexual Eu-Hieracia at the heterotypic division all chromosomes conjugate to form gemini and the reduction division is quite normal.

4. In parthenogenetic Eu-Hieracia a graded series of degeneration of the meiosis can be observed, beginning with a type, the *Boreale*-type, where a variable number of doubles und singles are observed, to types where the conjugation between the chromosomes at the first division is quite lacking, the *Levigatum*-type or *semiheterotypic division*.

5. In the *Boreale*-type the heterotypic metaphase exhibits 9—0, generally 2—5 double and 11—27 single chromosomes in the 27-chromosome species; in the species with 36 chromosomes 10—0 double and 16—36 single are observed.

6. In the *Levigatum*-type all chromosomes in the first division are univalent and distributed irregularly along the spindle figure. The chromosomes are short and thick as in the heterotypic division of sexual forms. As a result of this division the nuclei will have a variable number of chromosomes.

7. A second, homotypic division usually follows the semiheterotypic one.

8. Both types of division can be observed in the same species, but usually one of them is predominant in a given species.

9. The semiheterotypic meta- and anaphase very often are not completed, but are interrupted by a premature homotypic division, whereby *Restitution-nuclei* are formed. Round the entire spindle figure a new nuclear wall is formed, resulting in the production of a single large nucleus, the chromosomes of which divide quite in the same manner as in normal interkinesis, but with the diploid number of chromosomes.

10. Thus uninucleate pollen mother cells arise with the nucleus in interkinesis, which thereupon undergo a quite regular metaphase with the diploid number of chromosomes, all split.

11. Such pollen mother cells divide only once and become *Dyads, thus producing pollen cells with the diploid number of chromosomes.*

12. The same result is obtained in the *Pseudoillyricum*-type, where the homotypic division begins at about the time when the prophase nucleus normally is just entering the metaphase, i. e., a contraction-phase follows the first prophase, during which the chromosomes divide. The nucleus then is converted into an interkinesis-like stage with split chromosomes in the diploid number, as in the case with restitution-nuclei and it behaves in the following division quite like them.

13. A characteristic feature of the semiheterotypic division in *Hieracium* is its earlier onset in the development of the microsporangia, when the pollen mother cells are still intimately connected with one another.

14. The tetrads from the semiheterotypic division in P. M. C. sooner or later usually degenerate. Groups of P. M. C. may however sometimes remain undivided and these are set free in older microsporangia and become rounded off. Finally they may divide, some of the chromosomes conjugating to form gemini, according to the *Boreale*-scheme.

15. The cells of the dyads, with the diploid number of chromosomes, very often develop into mature pollen cells with normal exine.

16. Since all the chromosomes in the semiheterotypic division are univalent the regular distribution of chromosomes in this division is so altered, that the homotypic division sets in at an earlier time than normal, with the result of diploid dyads.

17. Thus perhaps may be explained some of the cases described in the literature of the production of gametes having the full somatic number of chromosomes.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1923. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid *Daturas*. Proc. Nat. Acad. of Sciences. Vol. 9.
2. BLAKESLEE, A. F. and BELLING, J. 1924. Chromosomal mutation in the Jimson weed, *Datura stramonium*. Journ. of Heredity. Vol. 15.
3. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. Genetics. Vol. 10.
4. CLAUSEN, R. E. and MANN, M. C. 1924. Inheritance in *Nicotiana Tabacum* V. Proc. Nat. Acad. of Sciences. Vol. 10.

5. JUEL, H. O. 1905. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 39.
6. KIHARA, H. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. of Coll. of Science. Kyoto Imp. Univ. Vol. 1. No. 1.
7. MICHAELIS, P. 1926. Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. Planta, Archiv für wiss. Botanik. Band 1.
8. ROSENBERG, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Botanisk Tidskrift. Band 11.
9. — 1926 a. Zum Mechanismus der diploiden Kernteilung in Pollenmutterzellen. Arkiv för Botanik. Band 20 B.
10. — 1926 b. Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach Bastardierung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Band 44.
11. SAKAMURA, T. und STOW, I. 1926. Über die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. Japan. Journ. of Botany. Vol. 3.
12. TSCHERMAK, E. und BLEIER, H. 1926. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Band 44.

ZUR FRAGE DES SOMMER-WINTERTYPUS BEIM WEIZEN

VON *GUNNAR NILSSON-LEISSNER*
SVERIGES UTSÄDESFÖRENING, SVALÖF

FOLGENDE Besprechungen sind eigentlich nur das Resultat einiger Beobachtungen, die ich zufällig in diesem Sommer bei meinen fortgesetzten Arbeiten mit Kreuzungsnachkommenschaften zwischen *Triticum Spelta* und *Triticum vulgare* gemacht habe (NILSSON-LEISSNER 1925). Da ich aber verhindert bin, die Untersuchungen sogleich weiterzuführen und da ich glaube, dass die Beobachtungen von Interesse für die augenblicklich so viel umstrittene Frage des Sommer-Wintertypus bei den Getreidearten sein können, habe ich beschlossen, meine bisherigen Resultate als vorläufige Mitteilung schon jetzt zusammenzufassen. Ich hoffe aber in Zukunft dieses Problem eingehender studieren zu können.

Durch die Untersuchungen von BIFFEN (1905) und vielen anderen muss es wohl als festgestellt angesehen werden, dass der Sommer-, bezw. Winterweizentypus von einem bis mehreren Erbfaktoren abhängig ist und dass der Sommerweizentypus bei Kreuzung dominiert, so dass man in der zweiten Generation nach einer Kreuzung zwischen Sommer- und Winterweizen Spaltungen in 3 Sommer- : 1 Winter-, resp. 15 : 1 u. s. w. zu erwarten hat. Nur die Rezessiven, bezw. Doppelrezessiven sind Winterweizenformen. Dass es doch gewisse Gradationen des Merkmals Wintertypus unter den verschiedenen Winterweizensorten gibt, wurde schon von mehreren Verfassern beobachtet, wenn die meisten auch nicht näher auf dieses Verhältnis eingegangen sind.

So berichtet FRUWIRTH (1918) über Versuche mit Aussaat von Winterweizen und -roggen im Frühjahr, wobei Unterschiede in Schossfähigkeit und Ährenschieben unter den verschiedenen Wintersorten zu bemerken waren. Er fasst seine Beobachtungen folgendermassen zusammen: »Einschneidende Unterschiede dahingehend, dass eine gezüchtete Sorte oder eine Linie innerhalb einer gezüchteten Sorte auch bei später Frühjahrssaat ganz normal schosst, eine andere nicht, liessen sich nicht feststellen. Wohl aber konnten leichtere Unterschiede im Verhalten einzelner Sorten (Versuch A, Weizen) und im Verhalten ein-

zelner Linien (Versuch A und B, Weizen) beobachtet werden. Bei Versuchen mit ungezüchteten Populationen sind Unterschiede innerhalb einer Sorte deutlicher (alle Versuche mit Weizen, 1916 Versuch C mit Roggen)».

KILLER (1919) hat die Eignung verschiedener Winterweizensorten für den Anbau als Sommerweizen studiert und konnte die geprüften Linien ihrem diesbezüglichen Verhalten nach in drei Gruppen einteilen: 1) Sämtliche Bordeauxweizen, die sowohl als Winter- wie als Sommerweizen dienen konnten. 2) Alle geprüften Dickkopfweizen, die bei Frühjahrsaussaat schossten, und, wenn auch ziemlich spät, mehr oder minder kräftige Ährenbildung zeigten. 3) Ausgesprochene Landwinterweizen, die sich in der Regel völlig passiv verhielten.

Am besten ist dieses Problem von GASSNER (1910, 1913, 1918) untersucht worden und er hat auch bedeutende und tiefgehende Unterschiede im Verhalten verschiedener Winter- und Sommerweizensorten gegen die Einwirkung von Kältegraden feststellen können. So schreibt er (1910, S. 113), dass »jede Getreideart ganz bestimmte Ansprüche in betreff niederer Temperaturgrade im jugendlichen Stadium hat, um ein normales Ausschossen und damit eine normale Entwicklung zu erzielen». Nach einem Vergleich von mehreren Sorten jeder Getreideart konstatiert er (S. 143): »Die beim Weizen, Roggen und Gerste anscheinend zutage tretende Beziehung: Sorten langer Vegetationsdauer besitzen grosse Kälteansprüche im jugendlichen Stadium und umgekehrt, verliert auf Grund der Beobachtungen beim Hafer ihre absolute Gültigkeit». Auch beim Sommerweizen haben die verschiedenen Sorten verschiedene Kälteansprüche. So wird z. B. RIMPAUS roter Schlanstedter Sommerweizen betreffs des Schossens und der Zeit der Blütenbildung von tiefer Keimungstemperatur stark im günstigen Sinne beeinflusst, während HEINES Sommerkolbenweizen davon fast unabhängig ist. — GASSNER fand auch (1918, S. 440), dass beim Weizen »die Wirkung der gleichen niederen Temperatur also im ersten Keimungsstadium deutlicher als im späteren ist» und (1918, S. 446) dass »Pflanzen tiefer Kältebedürfnisse auch imstande sind, die tiefsten Kältegrade zu ertragen, Pflanzen ohne Kältebedürfnisse im geringsten Grade frosthart sind.»

Bei Wintergerste hat SCHIEMANN (1925) auch ähnliche Unterschiede zwischen verschiedenen Sorten gefunden. Über die Faktoren des Winter-Sommertypus einerseits und dieselben der Winterfestigkeit-Auswinterung andererseits bemerkt sie: »Beide sind in ihrer phänotypischen Wirkung stark von Aussenbedingungen abhängig, speziell von der Witterung, der Typus aber, ausgedrückt durch Schossfähigkeit

und Sitzenbleiben bei Sommersaat, in viel geringerem Masse als die Winterfestigkeit.» — S. 168 schreibt sie: »Dass nun trotzdem manche *ss*-Sippen» (Gersten von konstantem Wintertypus) »in kalten Jahren auch bei Frühjahrssaat noch spät zu mehr oder minder kräftigem Schossen, wenn auch nicht zu normaler Reife kommen, andere dagegen nie, kann nur so erklärt werden, dass der sonstige Genenbestand den durch *S* bestimmten Phänotypus beeinflusst.»

Es gibt also bei unseren Wintergetreidearten gewisse Grundfaktoren für den Charakter Wintertypus, die bei normalen Verhältnissen dieses Merkmal hervorrufen. Ihre phänotypische Wirkung kann aber teils von unnormalen äusseren Einwirkungen und augenscheinlich teils auch von erblichen Modifikationsfaktoren verändert werden. Einige sehr auffallende Beispiele dieser Veränderungen des Phänotypus habe ich beim Weizen gefunden und gehe nun zu einer näheren Beschreibung derselben über.

Ein paar Jahre habe ich für meine Winterweizenkulturen eine spezielle Anbaumethode verwendet, damit ich für die Messungen und Untersuchungen der Pflanzen im Herbst mehr Zeit bekäme. Viele von den Winterweizennachkommenschaften habe ich nämlich erst während des Winters bearbeitet und dann die Samen im Februar in kleine Holzkisten gesät, die zuerst in einem Zimmer bei + 2° bis + 5° C. zur Keimung ausgesetzt wurden. Wenn die Keimpflanzen ein paar Blätter entwickelt hatten, wurden sie in den Garten gestellt, wo sie dann später ziemlich beträchtlicher Kälte ausgesetzt waren. Ich habe doch immer die Kisten bei relativ mildem Wetter hinausgestellt. Im Mai wurden die kleinen Pflanzen schliesslich aus den Kisten herausgenommen und auf dem Versuchsfeld ausgepflanzt.

In den Jahren 1923 und 1924 sind mir meine Kulturen nach dieser Methode sehr gut gelungen und von den aufgelaufenen Pflanzen haben sämtliche geschosst und wurden im Herbste, wenn auch oft etwas später als andere Winterweizensaaten, reif. 1925 bin ich erst ziemlich spät (27. Febr.) zum Aussähen der Samen gekommen. Damit die Pflanzen in den Kisten nicht zu spät hinaus gestellt werden sollten um ihr »Kältebedürfnis» voll zu bekommen, habe ich die Kisten in einem geheizten Zimmer, und zwar auf einem Tisch über dem Heizkörper plaziert. Durch die Wärme wurde auch, wie erwartet, die Keimung sehr beschleunigt und schon am 6. März konnten die Kisten ins Freie gebracht werden. Die ersten vier Nächte wurden die Kisten des Nachts mit einer Bastdecke zugedeckt, damit der Übergang vom geheizten Zimmer zu den kalten Frostnächten draussen nicht zu schroff werden

sollte. Zu diesem Zwecke wurden die Kisten mit einem leeren Bretterrahmen von einem Mistbeet umgeben und blieben den ganzen ersten Monat in diesem Rahmen, was die Pflanzen vielleicht auch etwas gegen die kalten Winde geschützt hat. In derselben Richtung hat natürlich auch eine recht beträchtliche Schneedecke von 1—3 dm gewirkt, die vom 8. bis den letzten Tagen im März gelegen ist. Immerhin hatten wir bei dieser Zeit und auch Anfang April ziemlich starke Fröste. Das Minimum (5 cm über dem Boden) war in der Nacht vom 6.—7. März + 0,5° C. und in den folgenden resp. — 1,0, — 2,5, — 3,5, — 12,5, — 16,5, — 18,0, — 14,0, — 14,0, — 16,5, — 6,0, — 9,0, + 0,5, + 0,5, — 4,0, — 4,5, — 5,0, — 4,5, — 2,0, — 1,0, ± 0,0, — 1,0, — 5,0, — 8,0, + 2,5, + 1,5, — 3,0, ± 0,0, — 3,0, — 4,5, — 1,5, — 2,5, — 2,5, — 0,5. Seit dieser letzten Nacht (8.—9. April) haben wir noch Ende April 7 Frostnächte mit bis zu — 2° Kälte gehabt. Im Mai wurden wie gewöhnlich die Pflanzen auf dem Felde ausgepflanzt und sind dort anfangs sehr gut gediehen. Ende Juni aber habe ich schon beträchtliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Parzellen feststellen können. Einige wenige schossten dann sehr gut und gleichmässig, von anderen schossten nur einzelne Halme und andere wieder blieben noch sitzen. Nach und nach wurden diese Unterschiede immer grösser und auffallender und Notizen darüber wurden mehrmals gemacht (siehe die Tabelle). Im Herbst wurden die Parzellen erst sehr spät, Anfang Oktober, geerntet und trotzdem waren zu dieser Zeit die meisten Pflanzen noch nicht reif, einige wenige, die früh geschosst hatten, sehr gut reif und mehrere schliesslich waren noch sitzen geblieben. In den Kreuzungsnachkommenschaften war in dieser Hinsicht eine deutliche Spaltung zu finden.

Offenbar habe ich die Pflanzen durch die oben beschriebene Behandlung solchen Verhältnissen ausgesetzt, die einige Linien von Winterweizen zum Schossen bringen können, andere aber nicht, je nachdem ihre Veranlagungen waren. Der Grund, warum gewisse Linien, die sonst mit Vorteil nach der oben besprochenen Methode angebaut werden, im Jahre 1925 nicht oder schlecht geschosst haben, kann zweierlei Art sein. Erstens ist es höchst wahrscheinlich, dass nicht alle Linien unter den vorhandenen Verhältnissen ihr »Kältebedürfnis» (Gassner 1918) decken konnten. Wie oben erwähnt, standen ja die Kisten mit den Pflanzen recht geschützt im Garten und waren auch während der kältesten Zeit von Schnee bedeckt. Zweitens ist ja die Keimung bei ziemlich hoher Temperatur (ca 20° C.) vor sich gegangen und nach Gassner (1918) und Maximow und Pojarkova (1924—25) soll Wärme bei der Keimung das Schossen und Ährenschieben vom

Winterweizen verzögern und diese Verzögerung soll grösser sein, je später die Aussaat vorgenommen wird. Die Saatzeit war zwar in diesem Falle spät aber doch nicht so spät, dass bei günstigen Verhältnissen nur dadurch das Schossen ganz verhindert werden konnte. Die oben erwähnten Keimungsverhältnisse haben gewiss auch auf das Schossen Einfluss gehabt und höchst wahrscheinlich reagieren die verschiedenen Stämme auch verschieden gegen diese Wärmewirkung.

Der *compactum*-Weizen z. B. (siehe die Tab.) scheint so eine verspätete Sorte zu sein. Erst im August hat die erste Pflanze geschosst, aber dann haben auch fast sämtliche Individuen ungefähr gleichzeitig mehrere Halme und Ähren bekommen, so dass vom 28.—30. Aug. 93,3 % der Pflanzen geschosst haben. Bei dieser letzten Zählung haben also der Spelzweizen, der Ritterweizen und der *compactum*-Weizen alle fast gleich gut geschosst. Während die zwei ersten bei der ersten Zählung zu 98,5 % resp. 16,1 % und bei der zweiten zu 99,3 % resp. 99,1 % geschosst hatten, hatte die dritte Sorte bei diesen beiden Zählungen überhaupt noch keine Halme entwickelt. Der Ritterweizen scheint in dieser Hinsicht intermediär zwischen Spelz- und *compactum*-Weizen zu stehen. — Andersartig verhält sich aber der Sammtweizen. Schon Anfang Juli haben in Linie 66 9 Pflanzen von 96 geschosst, in den anderen Linien aber keine. Ende Juli hatten fast alle Linien einige Schosser und Nr. 66 sogar 50 % solcher. Einen Monat später gibt es in allen Sammtweizenparzellen einzelne Schosser und in Nr. 66 86,5 %. Sämtliche Linien mit Ausnahme der Nr. 66, die dem Ritterweizen mehr ähnlich ist, besitzen also nur in sehr geringem Grade die Fähigkeit bei den gegebenen Verhältnissen zu schossen. Die Schosser machen nur einige wenige Prozent des ganzen Bestandes aus und haben, von den üppigen Blattrosetten abgesehen, nur einzelne Halme, die sehr selten Ähren ausbilden.

Diese Beobachtungen, dass der Sammtweizen, der aus einer alten, sehr winterfesten Linie von Landwinterweizen stammt, sehr wenig schosst, während der Ritterweizen, der dem weniger winterfesten Dickkopfweizen näher steht, fast vollkommen schosst, sowohl wie diejenigen betreffs dem nahestehenden Panzerweizen (Nr. 4, 8 und 13) der zum grössten Teil schosst, stimmen ja sehr gut mit den Untersuchungen von Killer und Gassner, worüber oben berichtet wurde, überein.

Vergleichen wir nun die sechs Linien aus normalem Sammtweizen (Nr. 28, 66 und 195—198) mit den zehn aus Speltoidheterozygoten einer Linie aus demselben Sammtweizen (Nr. 31—40), so scheint jene auf den ersten Blick eine geringere Schossfähigkeit zu besitzen als diese.

TABELLE 1.

Nr.	Sorte	Zahl der Samen		Den 7.—10. Juli 1925					Den 25.—28. Juli 1925					Den 28.—30. Aug. 1925				
				Geschosste Pflanzen				Sitzengebliebene Pflanzen	Geschosste Pflanzen				Sitzengebliebene Pflanzen	Geschosste Pflanzen				Sitzengebliebene Pflanzen
		ausgesäte	aufgelaufene	Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.		Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.		Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.	
2	Winterspelz	100	95	95	100,0	viele	viele	0	95	100,0	viele	viele	0	95	100,0	viele	viele	0
26	»	100	98	98	100,0	»	»	0	98	100,0	»	»	0	98	100,0	»	»	0
67	»	100	79	73	94,8	»	»	4	75	94,4	»	»	2	75	94,4	»	»	2
28	Sammtweizen 0700......	100	88	0	0,0	0	0	85	4	4,8	1	0	79	16	19,3	1—2	21	67
66	» »	100	96	9	9,4	1	0	87	48	50,0	1—2	einzelne	48	83	86,5	1—3	viele	13
195	» »	100	98	0	0,0	0	0	98	3	3,1	1—2	1	95	7	7,1	1—2	einzelne	91
196	» »	100	95	0	0,0	0	0	95	0	0,0	0	0	95	2	2,1	1	3	93
197	» »	100	100	0	0,0	0	0	100	5	5,0	1	2	95	11	11,0	1—3	einzelne	89
198	» »	100	99	0	0,0	0	0	99	2	2,0	1	0	97	5	5,1	1—2	4	94
31	Speltoidhet. aus 0700...	22	22	0	0,0	0	0	22	11	50,0	1	0	11	13	59,1	1—3	einzelne	9
32	» » » ...	47	21	0	0,0	0	0	21	4	20,0	1—2	0	16	10	50,0	1—3	»	10
33	» » » ...	48	40	0	0,0	0	0	40	12	30,0	1	0	28	16	40,0	1—3	viele	24
34	» » » ...	49	38	7	18,4	1	0	31	24	63,1	2	3	14	35	92,1	2—3	»	3
35	» » » ...	50	49	3	6,1	1	0	46	26	53,1	1	1	23	37	75,5	2—3	»	12
36	» » » ...	58	53	10	18,9	1	0	43	28	52,8	1	3	25	37	69,8	1—4	»	16
37	» » » ...	67	49	4	8,2	1	0	45	25	51,0	1	0	24	29	59,2	1—3	»	20
38	» » » ...	70	65	8	12,3	1	0	57	32	49,2	1	0	33	39	60,0	1—3	»	26
39	» » » ...	85	84	21	25,0	1—2	0	63	55	65,5	2—3	einzelne	29	70	83,3	2—4	»	14
40	» » » ...	90	81	32	39,5	1—2	0	49	56	69,1	1—2	»	25	75	92,6	2—4	»	6
48	Ritterweizen	17	17	3	17,6	1	0	14	17	100,0	viele	viele	0	17	100,0	viele	viele	0
49	»	26	25	1	4,0	1	0	24	25	100,0	»	»	0	25	100,0	»	»	0
50	»	31	31	8	25,8	1—2	1	23	31	100,0	»	»	0	31	100,0	»	»	0
51	»	33	31	4	12,9	1	0	27	31	100,0	»	»	0	31	100,0	»	»	0
52	»	35	30	7	23,3	1	1	23	30	100,0	»	»	0	30	100,0	»	»	0

53	Ritterweizen	37	35	0	0,0	0	0	35	29	82,9	einige	viele	6	31	88,6	viele	viele	4
54	»	34	33	2	6,1	1	0	31	33	100,0	viele	»	0	33	100,0	»	»	0
55	»	38	35	0	0,0	0	0	35	35	100,0	»	»	0	35	100,0	»	»	0
56	»	39	36	6	16,7	1	1	30	36	100,0	»	»	0	36	100,0	»	»	0
57	»	39	37	5	13,5	1	0	32	37	100,0	»	»	0	37	100,0	»	»	0
58	»	42	38	7	18,4	1	0	31	38	100,0	»	»	0	38	100,0	»	»	0
59	»	42	39	2	5,1	1	0	37	39	100,0	»	»	0	39	100,0	»	»	0
60	»	42	40	0	0,0	0	0	40	40	100,0	»	»	0	40	100,0	»	»	0
61	»	43	43	9	20,9	1—2	0	34	43	100,0	»	»	0	43	100,0	»	»	0
62	»	44	41	1	2,4	1	0	40	41	100,0	»	»	0	41	100,0	»	»	0
63	»	45	45	8	17,8	1—2	1	37	45	100,0	»	»	0	45	100,0	»	»	0
64	»	50	48	14	29,2	1—2	0	34	48	100,0	»	»	0	48	100,0	»	»	0
65	»	51	49	12	24,5	2—3	1	37	49	100,0	»	»	0	49	100,0	»	»	0
68	Winterspelz × 0700; F_4	25	7	0	0,0	0	0	7	0	0,0	0	0	7	0	0,0	0	0	7
69	» × » »	29	21	0	0,0	0	0	21	6	28,6	1	1	15	6	28,6	1—3	viele	15
70	» × » »	37	33	0	0,0	0	0	33	6	18,2	1	1	27	10	30,3	2—3	»	23
71	» × » »	55	40	21	55,3	1—2	6	17	31	81,6	viele	viele	7	32	84,2	viele	»	6
72	» × » »	70	54	15	27,8	1	0	39	32	59,3	2—3	einzelne	22	39	72,2	»	»	15
73	» × » »	98	83	5	6,3	1	0	75	20	25,6	1	»	58	27	34,6	1—3	»	51
74	» × » »	100	68	0	0,0	0	0	68	4	5,9	einige	viele	64	11	16,2	1—5	»	57
75	» × » »	225	173	0	0,0	0	0	173	10	5,8	1—2	6	163	23	13,3	viele	»	150
3	Winterspelz × 885 Normal; F_1	8	6	6	100,0	1	0	0	6	100,0	viele	viele	0	6	100,0	viele	viele	0
4	885 Normal	—	72	48	66,7	1	0	24	67	93,1	einige	»	5	71	98,6	»	»	1
5	Winterspelz × 885 Heterozygote; F_1	10	9	9	100,0	1—2	0	0	9	100,0	viele	»	0	9	100,0	»	»	0
6	885 Heterozygote......	—	120	54	45,4	1	3	65	86	72,3	1—2	»	33	94	79,0	2—3	»	25
7	Winterspelz × 891 Normal; F_1	22	21	21	100,0	1—2	1	0	21	100,0	viele	»	0	21	100,0	»	»	0
8	891 Normal	—	70	43	61,4	1	0	27	62	88,6	einige	»	8	63	90,0	»	»	7
9	Winterspelz × 891 Heterozygote; F_1	16	15	14	93,3	1—2	1	1	15	100,0	viele	»	0	15	100,0	»	»	0
10	891 Heterozygote......	100	100	21	21,0	1	0	79	60	60,0	1	einzelne	40	76	76,0	1—3	»	24
11	Wintersp. × 894 *subcomp.*; F_1	3	3	3	100,0	2—3	0	0	3	100,0	viele	viele	0	3	100,0	viele	»	0

Nr.	Sorte	Zahl der Samen		Den 7.—10. Juli 1925					Den 25.—28. Juli 1925					Den 28.—30. Aug. 1925				
				Geschosste Pflanzen					Geschosste Pflanzen					Geschosste Pflanzen				
		ausgesäte	aufgelaufene	Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.	Sitzengebliebene Pflanzen	Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.	Sitzengebliebene Pflanzen	Zahl der Pflanzen	% von der ganzen Parz.	Halme pro Pfl. c:a	Entw. Ähren pro Parz.	Sitzengebliebene Pflanzen
12	Winterspelz × 896 Normal; F_1	20	20	20	100,0	1—2	5	0	20	100,0	viele	viele	0	20	100,0	viele	viele	0
13	896 Normal	100	94	36	38,3	1	0	58	58	69,0	1	»	36	67	71,3	1—4	»	27
14	Winterspelz × 896 Heterozygote; F_1	14	13	13	100,0	1—2	0	0	13	100,0	viele	einzelne	0	13	100,0	viele	»	0
15	896 Heterozygote	105	103	50	47,6	1	0	55	67	65,0	1—2	»	36	81	78,6	1—4	»	22
16	Winterspelz × 896 Speltoid; F_1	1	1	1	100,0	3	0	0	1	100,0	viele	viele	0	1	100,0	viele	»	0
17	896 Heterozygote	100	68	38	55,9	1	0	30	52	76,5	3—4	einzelne	16	60	88,2	3—4	»	8
18	Winterspelz × 900 Speltoid; F_1	38	37	33	89,2	1—2	1	4	35	94,6	viele	viele	2	35	94,6	viele	»	2
19	900 Speltoid	100	67	29	43,3	1	0	38	43	64,2	1—2	4	24	51	76,1	2—4	»	16
20	Winterspelz × 901 Speltoid; F_1	33	31	23	74,2	1—2	2	8	29	93,5	viele	viele	2	29	93,5	viele	»	2
21	901 Speltoid	100	72	19	26,4	1	0	53	36	50,0	1	0	36	49	68,1	1—3	»	23
22	Winterspelz × 902 a-Serie; F_1	24	24	24	100,0	1—2	5	0	24	100,0	viele	viele	0	24	100,0	viele	»	0
23	902 Speltoid	50	33	6	18,2	1	0	27	15	45,5	1	2	18	19	57,6	1—3	»	14
24	902 Speltoid	50	38	0	0,0	0	0	38	12	31,6	1	0	26	17	44,7	1—4	einzelne	21
25	776 *subcompactum*	50	50	31	62,0	1—2	2	19	42	84,0	viele	viele	8	43	86,0	viele	viele	7
29	Winterspelz × *compactum*; F_2	639	504	138	27,4	verschied	9	366	287	56,0	verschied.	»	217	326	64,7	verschied.	»	178
30	*Compactum*	100	90	0	0,0	0	0	90	0	0,0	0	0	90	84	93,3	3—4	»	6
27	Winterspelz × Sammtweizen; F_2	610	523	187	35,8	verschied.	viele	336	299	57,2	verschied.	viele	224	348	66,5	verschied.	»	176

Von den Heterozygoten-Nachkommenschaften hatten bei der ersten Zählung nur die drei Parzellen mit den kleinsten Individuenzahlen keine Schosser. Eine Linie (Nr. 40) hatte schon 39,5 % und durchschnittlich gab es 16,9 %. Bei der zweiten Zählung hatten rund 50 % geschosst. Die Pflanzen hatten grosse Blattrosetten aber nur 1—2 Halme und Ähren waren noch sehr selten. Ende August schliesslich hatten durchschnittlich 70,1 % (gegen 21,7 % beim reinen Landweizen, 0700) Halme bekommen. Die Zahl derselben pro Pflanze war verhältnismässig gering, die meisten trugen jedoch Ähren. Beträchtliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Parzellen waren aber festzustellen — von 40,0 bis 92,6 % Schosser —; anderes war ja auch nicht zu erwarten, da schon im normalen Sammtweizen so grosse Unterschiede wie zwischen Linie 66 und 196 bemerkt wurden. Unter den Linien aus Speltoidheterozygoten scheint also die Fähigkeit, unter diesen extremen Verhältnissen zu schossen, durchschnittlich grösser zu sein als beim Sammtweizen selbst.

Da es ja möglich wäre, dass dieses Verhalten der Nr. 31—40 irgendwie im Zusammenhang mit den Speltoidmutationen stehen könnte, so dass die Speltoid-Hetero- und -Homozygoten immer leichter zum Schossen zu bringen wären, habe ich einen Vergleich zwischen der Spaltung der Heterozygoten in diesem Jahre und der Spaltung, die andere solche Heterozygoten aus derselben Linie unter normalen Umständen gezeigt haben, angestellt. Die Zahl der normalen, der heterozygoten und der Speltoid-Pflanzen unter den Schossern liess sich aber nicht immer feststellen. Einige geschosste Pflanzen hatten nämlich keine Ähren ausgebildet und bei anderen waren die Ähren noch Anfang Oktober so schlecht entwickelt, dass eine genaue Verteilung auf die drei Kategorien nicht möglich war. Unter den voll Ausgebildeten fand ich Normal, Heterozygote und Speltoiden in einem Verhältnis (pro 4 berechnet) von 2,34 : 1,66 : 0,00 resp., während diese Heterozygoten normalerweise die drei Typen im Verhältnis 1,85 : 1,81 : 0,34 resp. ausspalten. Die Zahl der normalen Pflanzen hatte also auf Kosten der der Heterozygoten und Speltoiden zugenommen. Es ist selbstverständlich nicht möglich festzustellen, ob die fehlenden Pflanzen der beiden letztgenannten Kategorien unter den nicht bestimmbaren Pflanzen der Schosser oder unter den Sitzengebliebenen zu suchen sind. Sehr wahrscheinlich ist doch, dass die, wie bekannt, vegetativ minderwertigen Speltoiden unter den vorhandenen abnormen Bedingungen zu Grunde gegangen sind. Es kann also nicht konstatiert werden, ob das Schossen der Speltoid-Homo- und -Heterozygoten unter den in Frage

kommenden Keimungs- und Wachstumsverhältnissen mehr als bei den Normalen verzögert wird oder ganz ausbleibt. Die grössere Schossfähigkeit oder -geschwindigkeit der Nr. 31—40 *scheint* aber nicht auf der Speltoidmutation zu beruhen, sondern wahrscheinlich darauf, dass diese Fähigkeit schon von Anfang an der bezüglichen Linie innewohnt.

Diese Annahme wird noch weiter vom Verhalten der Speltoidlinien aus Panzerweizen bestätigt. Die Linien Nr. 4, 8 und 13 stammen aus normalen Panzerweizenpflanzen, die Nr. 6, 10, 15 und 17 aus Speltoidheterozygoten derselben Linien; Nr. 6 aus derselben Linie wie Nr. 4, Nr. 10 wie Nr. 8 und Nr. 15 und 17 wie Nr. 13. Bei den drei Aufzählungen der geschossten und nicht geschossten Pflanzen (siehe die Tab.) ist kein besonderes Überwiegen der Heterozygoten-Linien im Verhältnis zu den entsprechenden normalen Linien zu finden; einmal ist die Prozentzahl der Schosser in der einen, einmal in der anderen Linie am höchsten. Die Spaltungen der Heterozygoten scheinen auch nicht von der Spaltung in schossende und sitzen gebliebene Pflanzen beeinflusst zu werden. — Die fraglichen Linien hat mir Prof. Dr. H. NILSSON-EHLE gütigst zur Untersuchung überlassen und die Feststellungen der Spaltungen unter normalen Verhältnissen wurden in den Jahren 1923 und 1924 im Institut für Vererbungsforschung, Åkarp, ausgeführt. — Linie 6 soll normalerweise, pro 4 berechnet, 2,70 Normale : 1,30 Heterozygote : 0,00 Speltoiden geben; bei den extremen Verhältnissen in meinen Versuchen hat sie 47 : 26 : 0 resp. (2,58 : 1,42 : 0,00) ergeben. Linie 10 gab in Åkarp 1,16 Norm. : 2,80 Het. : 0,00 Spelt. : 0,04 *subcompactum*, bei mir 12 : 33 : 1 : 0 resp. (1,04 : 2,87 : 0,09 : 0,00). Die Linien 15 und 17 geben gewöhnlich 1,78 Norm. : 1,98 Het. : 0,24 Spelt. und beide zusammen in diesen Versuchen 57 : 61 : 6 resp. (1,84 : 1,97 : 0,19).

Die Parzellen Nr. 3, 5, 7 u. s. w., die F_1-Nachkommenschaften von Kreuzungen zwischen Winterspelz und den eben behandelten Linien aus Panzerweizen sind, haben alle vollkommen geschosst. Nur in zwei Nummern aus Kreuzungen mit reinen Speltoiden sind in jeder zwei Nicht-Schosser. Da keine von den Panzerweizenlinien zu 100 % geschosst hatte, müssen diese F_1-er ihre durchgehend gute Schossfähigkeit von dem Spelz bekommen haben und diese Fähigkeit scheint dem Fehlen derselben gegenüber dominierend zu sein. Die vier sitzengebliebenen Pflanzen sind wohl solche, die durch irgend einen Zufall besonders ungünstig behandelt worden sind.

Die Nummer 27 ist eine F_2 der Kreuzung Winterspelz (Nr. 26) $\times$ Sammtweizen (Nr. 28). Diese Parzelle war besonders ungleichmässig, so dass man in ihr zu allen Zeitpunkten im Sommer die verschieden-

sten Typen neben einander fand. Schon blühende resp. reife Individuen mit mehreren Halmen waren mit sitzengebliebenen und eben schossenden oder solchen mit einer grossen Blattrosette und einzelnen Halmen vermengt. Diese F_2 zeigt unzweifelhaft auch eine Spaltung hinsichtlich grösserer oder geringerer Schossfähigkeit und der grösste Teil der F_2-Varianten ist in dieser Hinsicht den beiden Elterntypen gegenüber intermediär. Eine genaue Feststellung der Spaltung und eine Berechnung der Zahl der beteiligten Erbfaktoren ist sehr schwierig, da die Variation gleichmässig fluktuierend und die Zahl der geschossten Pflanzen zu verschiedenen Zeiten im Sommer verschieden ist. Ich werde mich augenblicklich auch nicht darüber äussern. Die fragliche Spaltung scheint aber nicht die Spaltung *Spelta* : *vulgare* zu beeinflussen. Nach früheren Feststellungen (NILSSON-LEISSNER 1925) war hier 3 *Spelta* : 1 *vulgare* zu erwarten und an den ährentragenden Pflanzen habe ich 221 : 83 gefunden (D/m = 0,9012). Also gute Übereinstimmung!

Die Nummern 68—75 sind F_4-Linien aus der Kreuzung desselben Winterspelzes mit dem Sammtweizen, 0700, alle aus einer einzigen F_3-Familie. Die grossen Unterschiede in der Schossfähigkeit der verschiedenen Linien zeigen deutlich, dass auch hier Spaltung hinsichtlich den ebengenannten Merkmalen stattgefunden hat. Ich habe noch ungefähr 200 andere Linien aus derselben F_4-Generation untersucht und sehr verschiedene Typen von Linien gefunden — von solchen, wo sämtliche Pflanzen schon Anfang Juli geschosst haben, bis zu solchen, wo noch Anfang Oktober nur einzelne Halme über eine dichte Decke von Blattrosetten hervorragen. Weil ich die Feststellungen in weiteren Versuchen kontrollieren will, finde ich es am vorteilhaftesten die aufgenommenen Zahlen noch nicht mitzuteilen.

Die Nummer 29 ist eine F_2 zwischen dem *compactum* in der Nr. 30 und dem Winterspelz von Nr. 26. Auch hier fand eine bunte Spaltung in Spät- und Frühschossende, Schosser und Nicht-Schosser statt. Bei den ersten und zweiten Zählungen war die Parzelle den Eltern ungefähr intermediär, bei der dritten aber, als der *compactum* zu 93,3 % geschosst hatte, wich sie von beiden Eltern durch die relativ hohe Zahl der Nicht-Schosser ab. Auch in diesem Falle hat die Spaltung der Schossfähigkeit allem Anschein nach die Spaltung der *Spelta*—*vulgare*-Merkmale und die der dominierenden Ährendichte von *compactum* nicht beeinflusst. In dieser F_2 hatte ich eine Spaltung in 5 mehr oder weniger lockerährige *Spelta* : 4 dichterährige *Spelta* : 6 *compactum* (mit oder ohne Spelzmerkmalen) : 1 *vulgare* erwartet. Ich habe

alle *compactum*-Typen in einer Gruppe vereint, da ich schon von meinen früheren Untersuchungen wusste, dass bei allen dichtährigen Spelzpflanzen die Spelzmerkmale fast ganz »ausgewischt» sind, und KAJANUS (1923) hat konstatiert, dass dies auch für die dominierende Ährendichte von *Triticum compactum* gültig ist. Unter den Pflanzen, die voll ausgebildete Ähren trugen, habe ich folgende Verteilung und also eine einigermassen befriedigende Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Zahlen festgestellt.

	Gefunden	Berechnet	m	D	D/m
Lockerährige Spelzpflanzen	108	105,31	± 6,33	+ 2,69	0,42
Dichterährige »	73	84,25	± 6,02	— 11,25	1,87
Compactum-Pflanzen	128	126,38	± 6,44	+ 1,62	0,25
Vulgare- »	28	21,06	± 4,44	+ 6,94	1,56
Summe	337	337,00			

Da es noch verfrüht wäre, auf weitere Einzelheiten einzugehen, muss ich mich vorläufig mit diesen kurzen Erwähnungen begnügen.

Svalöf, Dezember 1925.

— —

ZITIERTE LITERATUR.

1. BIFFEN, R. H. 1905. MENDEL'S law of inheritance and wheat breeding. — Journ. of Agric. Science. I.
2. FRUWIRTH, C. 1918. Die Umzüchtung von Wintergetreide in Sommergetreide. — Zeitschr. f. Pflanzenzücht. VI.
3. GASSNER, G. 1910. Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima. — Jahresbericht der Vereinigung für angewandte Botanik VIII.
4. — 1913. Über Anpassungen der Getreidepflanzen an klimatische Verhältnisse und deren Bedeutung für die Entwicklung des Getreides. — Ann. des Meckl. Patr. Vereins, 52. Jahrg.
5. — 1918. Beiträge zur physiologischem Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. — Zeitschr. f. Botanik X.
6. KAJANUS, B. 1923. Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. — Hereditas IV.
7. KILLER, J. 1919. Über die Umzüchtung reiner Linien von Winterweizen in Sommerweizen. — Jorun. f. Landw. LVIII.
8. MAXIMOW, N. A. und POJARKOVA, A. 1924—1925. On the physiological nature of winter and spring forms of cereals. (In Russisch mit einer englischen Zusammenfassung.) — Bull. of Appl. Bot. and Plant Breed. XIV.
9. NILSSON-LEISSNER, G. 1925. Beiträge zur Genetik von *Triticum Spelta* und *Triticum vulgare*, I. — Hereditas VII.
10. SCHIEMANN, E. 1925. Zur Genetik des Sommer- und Wintertypus bei Gerste. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. XXXVII.

EINE SEKTORIALCHIMÄRE VOM APFEL

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEM SORTFREMDEN SEKTOR UND DEM ÜBRIGEN TEIL DER CHIMÄRE

VON *HERBERT LAMPRECHT*
ALNARP, ÅKARP

DURCH das freundliche Entgegenkommen des Direktors von Alnarps Trädgårdar, C. G. DAHL, wurde mir 1925 eine Sektorialchimäre vom Apfel zu Untersuchung überlassen.

Diese Chimäre entwickelte sich auf einem Baum der Sorte Cox' Pomona. Fig. 1 zeigt den Apfel von oben und von unten. Der grössere Teil des Apfels, oder ungefähr $^5/_6$, zeigte auch das für Cox' Pomona charakteristische Aussehen. In der Abbildung erscheint ein Sektor, der annähernd ein Sechstel des ganzen Apfels ausmacht, dunkler. Dieser dunkler gefärbte Teil ist gegen den übrigen Teil der Frucht scharf abgegrenzt und die Begrenzungslinien verlaufen fast ganz exakt in zwei Meridianen des Apfels. Dieser Teil hat einen etwas kleineren Diameter, ist fast regelmässig halbrund und hat festeres Fruchtfleisch. Der Sektor ist reichlich mit Rost bedeckt, wodurch die Oberfläche ein rauhes Aussehen erhält. Dies ist auch in Fig. 1 ersichtlich. Die Grundfarbe des Sektors ist grünlich, zufolge des Rostes hat er aber einen graubräunlichen Anflug.

Ähnliche Sektorialchimären wurden schon mehrmals beobachtet und zwar nicht nur am Apfel, sondern auch an Birne, Tomate, Citrone und Pomeranze. Auch Knospenmutationen sind bekannt geworden, bei denen ein ganzer Ast Äpfel von abweichendem Aussehen hervorbrachte. Im nächsten Band dieser Zeitschrift wird die Beschreibung einer Sektorialchimäre vom Apfel sowie eine Übersicht über die wichtigsten bisher bekannt gemachten Fälle erscheinen. Deshalb sehe ich hier unter Hinweis auf diese Arbeit davon ab, über schon beobachtete Fälle zu berichten.

Die Entstehung solcher Chimären erklärt man sich gegenwärtig meistens durch die Annahme, dass im Sprossscheitel in einer Zelle eine Mutation stattgefunden hat. Das Zustandekommen solcher Chi-

mären kann aber auch unter Vermeidung der mystikumwobenen Mutation als vegetative Bastardspaltung im Sinne BATESONS aufgefasst werden. Alle unsere Äpfelsorten sind sicherlich in bezug auf eine Reihe von Eigenschaften heterozygotisch und wir können uns vorstellen, dass bei einer Zellteilung im Sprossscheitel die Erbmasse in ungleicher Weise, hinsichtlich eines oder mehrerer alleler Gene, auf die beiden Tochterzellen verteilt wurde. Dieser Vorgang kann dann bei fortgesetzter normaler Zellteilung offenbar zur Ausbildung einer Sektorialchimäre führen.

Es ist augenscheinlich, dass der Sektor einem anderen Biotypus angehört als der übrige Teil des Apfels. Entstand nun der Chimärsektor



Fig. 1. Sektorialchimäre von Cox' Pomona, links von oben, rechts von unten.

auf oben erwähnte Weise, also durch eine vegetative Spaltung, dann haben wir wahrscheinlich zu erwarten, dass derselbe einem Biotypus angehört, der dem der Herstammungssorte in erblicher Hinsicht recht nahe steht. Phänotypisch könnte er natürlich beträchtliche Unterschiede aufweisen.

Mit diesem Gedankengang vor Augen wurde daran gegangen, den Chimärsektor sowie den übrigen Teil des Apfels — soweit wie möglich — zu untersuchen, die Grösse der Transpiration und die chemischen Charakteristika festzustellen, um dann Vergleiche anstellen zu können.

An dieser Stelle dürfte es von Bedeutung sein, etwas über die Herstammung der Sorte Cox' Pomona vorauszuschicken. H. C. BREDSTED schreibt hierüber (1893), dass dieser prächtige Apfel von Mr. H. COX zu Colnbrook-Lown in der Nähe von Slough Bucks, am Wege von London nach Windsor, aufgezogen wurde. Dies geschah

1830. Zur Aussaat wurden Kerne von Ribston Pipping benutzt und aus dieser Aussaat wurde auch der allgemein bekannte Cox' Orange Pipping erhalten. Beide diese Sorten wurden erst später, um 1858, allgemein als wertvoll erkannt, damit beliebt und weit verbreitet.

Cox' Pomona unterscheidet sich phänotypisch beträchtlich von Ribston Pipping. Kurz kann über die äusseren Merkmale der Frucht folgendes gesagt werden. Die Frucht von Cox' Pomona ist sehr gross, abgeplattet, stumpf kegelförmig. Die Haut ist glatt, fettglänzend, hell grünlichgelb, oft fast hellgelb, auf der Sonnenseite schön karmesinrot, fast wie marmoriert, fleckig oder gestreift; beschattete Früchte sind fast ganz ohne rote Farbe. Das Fruchtfleich ist locker.

Die Frucht von Ribston Pipping hingegen ist nur etwas über mittelgross, fast rund oder rundlich und immer ein wenig breiter als hoch. Die Haut ist teils rauh, teils glatt, grünlich und nur zuweilen teilweise, besonders auf der Sonnenseite, rot gefleckt oder gestreift. Graubraune Punkte sind spärlich, dagegen ist sie oft hier und da, besonders um Stengel und Scheitel leicht mit graubraunem Rost bedeckt. Das Fruchtfleisch ist von ziemlich fester Konsistenz.

Diesen Unterschieden könnten noch weitere in bezug auf den Baum selbst, ferner Reifezeit usw. angereiht werden. Trotz der oben erwähnten Differenzen muss man zur Auffassung gelangen, dass die beiden Sorten in erblicher Hinsicht sehr nahe mit einander verwandt sind, und dies auf Grund der Befruchtungsverhältnisse. Die meisten Obstsorten sind bekanntlich praktisch genommen selbststeril; sie entwickeln bei Selbstung keine oder doch nur vereinzelte Früchte. Bei Befruchtung mit Pollen einer fremden Sorte bekommt man dagegen reichlichen Fruchtansatz und die hierbei erhaltenen Früchte unterscheiden sich in keiner Weise von der durch Selbstung erhaltenen. Näheres über Befruchtung, Embryologie und Entwicklung der Frucht bei OSTERWALDER (1910).

Sowohl Cox' Pomona wie Ribston Pipping sind in hohem Grade selbststeril. Diese beiden Sorten sind aber, wie JOHANSSON (1926, S. 21)[1] gezeigt hat, auch bei gegenseitiger Pollination gleich steril. Dies dürfte der erste bekannte Fall sein, wo die Kombination von zwei verschiedenen Sorten von Äpfeln nicht fertil ist. Dies spricht wohl unzweifelhaft dafür, dass Cox' Pomona und Ribston Pipping erblich einander sehr nahe stehen.

[1] Nach mündlicher Mitteilung von Agronom JOHANSSON wurden diese Versuche wiederholt und haben hierbei zum gleichen Resultat geführt.

Bei Kenntnis dieser Verhältnisse ist es offenbar von grosser Bedeutung nicht nur die Sektorialchimäre selbst — wie oben angedeutet — zu untersuchen, sondern parallel auch Früchte der beiden genannten Sorten, um eventuell Stützpunkte für die Annahme zu erhalten, dass der sortfremde Sektor der Chimäre Übereinstimmung mit Ribston Pipping oder einem diesen nahestehenden Biotypus zeigt.

Zur Bestimmung der Transpiration wurde der Sektor der Chimäre — mit Ausnahme einer 1 mm breiten Randzone zu beiden Seiten — herausgeschnitten und der Kernhausteil entfernt. Dann wurden unmittelbar die Schnittflächen mit Stanniol überzogen, so dass dieses $^1/_2$ mm breit über die Schnittränder reichte, worauf die Ränder und auch das ganze übrige Stanniol sorgfältigst mit geschmolzenem Paraffin gedichtet wurden. Auf die gleiche Weise wurde auch ein Sektor dem übrigen Teil der Chimäre — also von Cox' Pomona — entnommen und behandelt. Hierauf wurden beide Sektoren, je auf einem Uhrglas liegend, stündlich auf 0,1 mg genau gewogen. Der Rest des Apfels gelangte unmittelbar zur chemischen Untersuchung; die an den sortfremden Sektor grenzenden Teile (ca. $^1/_2$ cm breit) hierbei gesondert. Nach Ermittlung der Transpiration gelangten die beiden Sektoren gleichfalls unmittelbar zur chemischen Untersuchung.

Rechnet man die für Transpiration erhaltenen Werte auf mg Wasser pro 100 cm² und Stunde um, so erhält man für die der Reihe nach erfolgten Wägungen die folgenden Zahlen. Die mit * bezeichneten Zahlen sind Mittelwerte von 14 Stunden (da während der Nacht keine Wägungen ausgeführt wurden) und wurden bei der Berechnung des schliesslichen Mittelwertes dementsprechend berücksichtigt, was für alle folgenden Fälle gilt.

Sortfremder Sektor	49,4	39,9	45,5	48,8	35,8*	29,2	37,0	36,2	38,4	33,7	35,0	32,4
Cox' Pomona-Teil...	17,1	14,2	17,3	20,0	13,9*	10,3	13,4	13,3	14,9	14,1	13,9	12,5

Die Zahlen besagen, dass die Transpiration des sortfremden Sektors ungefähr 2 $^1/_2$ Mal so gross ist wie die von Cox' Pomona. Als Mittelwert erhält man für Cox' Pomona 14,1 mg und für den sortfremden Sektor 37,1 mg pro 100 cm² und Stunde. Die Grösse der Transpiration variiert natürlich innerhalb jeder Reihe, was auf die schwankenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse zurückzuführen ist. Zwischen den Schwankungen in beiden Reihen besteht indessen gute Übereinstimmung.

Zum Vergleich wurden nun Segmente normaler Früchte von Ribston Pipping und Cox' Pomona herausgeschnitten, wie oben behan-

delt und die Grösse der Transpiration bestimmt. Von Ribston Pipping wurden absichtlich solche Sektoren verwendet, deren Oberfläche — ähnlich wie bei der Chimäre — reichlich mit Rost bedeckt war. Hierbei wurden die Segmente in gleicher Weise wie oben behandelt. Für die Transpiration wurden folgende Werte erhalten.

Ribston Pipping...	38,0*	33,5	34,5	33,5	31,4	29,3	29,3	28,3	30,4	36,6	32,4	35,6
Cox' Pomona	16,6*	16,6	14,9	15,8	13,1	10,5	11,4	12,2	16,6	15,8	12,2	13,1

Die Werte zeigen mit den für die Chimäre erhaltenen überraschend gute Übereinstimmung. Als Mittelwerte bekommt man hier für Ribston Pipping 35,5 mg und für Cox' Pomona 15,5 mg Wasser per 100 cm^2 und Stunde. Bei der Chimäre waren die entsprechenden Werte

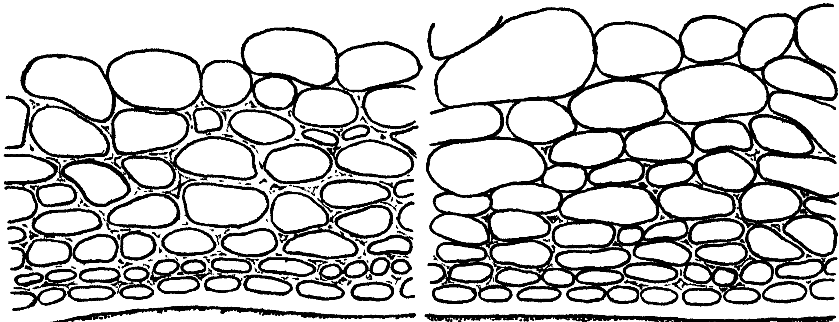


Fig. 2. Querschnitt durch die Epidermis und angrenzenden Zellschichten; links von Ribston Pipping, rechts von Cox' Pomona. Vergr. 222 ×.

37,1 und 14,1. Die Transpiration des sortfremden Sektors der Chimäre hat demnach fast gleiche Grösse wie die von Ribston Pipping.

Von Interesse dürfte es sein zu wissen, worauf dieser grosse Unterschied in der Transpiration der beiden Sorten beruht. Querschnitte durch die Epidermis und der darauffolgenden Zelllager zeigten, dass kaum Unterschiede im Bau des Hautsystems vorhanden sind. Fig. 2. zeigt je einen solchen Querschnitt der beiden Sorten. Die Kutikula hat bei beiden Sorten sowohl im Quer- wie im Oberflächenschnitt gleiches Aussehen. Ein Unterschied besteht darin, dass die Zellwände der der Epidermis zunächst gelegenen Zellschichten bei Ribston Pipping dicker erscheinen als bei Cox' Pomona. Ferner scheint die Kutikula von Cox' Pomona viel reichlicher mit Wachs überzogen zu sein als die von Ribston Pipping. Zur Feststellung, ob das Wachs die ausschliessliche Ursache des Unterschiedes in der Transpiration ist wurde folgender Versuch ausgeführt.

Früchte von Cox' Pomona wurden auf der einen Hälfte mit einem mit Äther befeuchteten Stück Filtrierpapier dreimal rasch abgewischt. Auf die gleiche Weise wurden auch Früchte von Ribston Pipping behandelt, damit das Hautsystem der beiden Sorten durch eventuelle andere Wirkungen des Äthers gleich beeinflusst werden soll. Dann wurde aus den unbehandelten und mit Äther behandelten Hälften dieser Äpfel je ein Segment herausgeschnitten und weiter wie oben schon beschrieben behandelt und untersucht. Hierbei wurden folgende Werte für die Transpiration erhalten.

Ribston Pipping ...	29,0	34,0	32,0	33,0	36,0	52,0	28,0	30,0	38,0	22,9*	25,0	27,0
Cox' Pomona.........	29,2	29,2	33,1	28,2	36,1	54,5	25,3	27,3	33,1	21,5*	25,3	25,3

Aus den Zahlen geht hervor, dass die Transpiration der beiden Sorten nach Ätherbehandlung praktisch genommen gleich gross ist. Als Mittelwerte erhält man für Cox' Pomona 24,2 und für Ribston Pipping 27,4. In einer anderen Serie war der Wert für Cox' Pomona etwas grösser als der für Ribston Pipping. Die Zahlen sprechen mit grosser Sicherheit dafür, dass der Unterschied in der Tanspiration ausschliesslich von der Stärke des Wachsüberzuges abhängt.

Die chemische Untersuchung erstreckte sich auf die Bestimmung von Trockensubstanz, Zucker (Gesamtzucker, Monosen und Biosen), Rohprotein, Rohfaser und Asche. Hinsichtlich der hierbei benützten Methodik sei auf LAMPRECHT, 1925, S. 22—27 verwiesen.

Für die Trockensubstanz wurden folgende Werte erhalten.

Chimäre	Sortfremder Sektor	20,48 %
	Cox' Pomona-Teil	16,17 %
Ribston Pipping	....	17,07 %
Cox' Pomona	....	12,75 %

Der Trockensubstanzgehalt kann in einzelnen Individuen bekanntlich ziemlich stark variieren, weshalb die verhältnismässig hohen Zahlen für die Chimäre nicht erstaunlich sind. Setzen wir aber den Trockensubstanzgehalt für den Cox' Pomona-Teil der Chimäre und den für normale Früchte dieser Sorte erhaltenen Wert gleich 100, so bekommen wir folgende Relationen.

Cox' Pomona-Teil : Sortfremder Sektor = 100 : 126,9
Cox' Pomona : Ribston Pipping = 100 : 133,8

Wir erhalten demnach für die Trockensubstanz der beiden Teile der Chimäre annähernd das gleiche Verhältnis wie zwischen Cox' Pomona und Ribston Pipping.

Für die übrigen Gruppen von Bestandteilen wurden, ausgedrückt in % der Trockensubstanz, folgende Zahlen erhalten.

		Gesamt-zucker	Monosen	Biosen	Roh-protein	Roh-faser	Asche
Chimäre	Sortfremder Sektor	53,2	36,5	16,7	2,15	5,75	1,89
	Cox' Pomona-Teil...	60,3	50,2	10,1	2,02	5,51	1,85
Ribston Pipping		52,5	34,7	18,2	2,03	5,81	2,27
Cox' Pomona		63,6	54,1	9,5	1,79	5,34	1,55

Aus der vorstehenden Zusammenstellung ergibt sich, dass die Werte für den sortfremden Sektor — mit Ausnahme der Monosen — durchweg höher sind als die für den Cox' Pomona-Teil der Chimäre, und übereinstimmend hiermit sind die Werte für Ribston Pipping — wiederum mit Ausnahme der Monosen — durchweg, höher als die für Cox' Pomona.

Bei Betrachtung dieser Zahlen kann man sich nun fragen, ob die höheren Werte für den sortfremden Sektor der Chimäre nicht einfach eine Folge der stärkeren Transpiration dieses Teiles des Apfels sind. Das Fruchtfleisch dieses Teiles könnte hierdurch eine andere Zusammensetzung erhalten, ein stärkerer Zustrom von Flüssigkeit kann seinerseits eine stärkere Zufuhr von Nahrungsstoffen mit sich bringen. Vor allem sollte man auf Grund früherer Untersuchungen (vgl. z. B. EBERMAYER, Bot. Jahresber. I. 8. 1884) erwarten, dass der Aschengehalt im sortfremden Teil ein erheblich grösserer sein sollte. In dieser Hinsicht besteht aber ein relativ kleiner Unterschied. Zwischen Ribston Pipping und Cox' Pomona besteht diesbezüglich ein viel grösserer Unterschied. Vielleicht ist die geringere Differenz für die Teile der Chimäre auf einen teilweisen Ausgleich des Salzgehaltes im Apfel durch Osmose und Diffusion zurückzuführen.

Von besonderem Interesse ist ein Vergleich der für Monosen und Biosen erhaltenen Werte. Der Gesamtzucker des sortfremden Sektors besteht zu einem viel geringeren Teil aus Monosen, 68,7 %, als der des Cox' Pomona-Teiles, 83,3 %. Ein ganz ähnliches Verhältnis finden wir bei einem Vergleich der Zahlen für Ribston Pipping, 65,7 %, und Cox' Pomona, 85,2 %. Dieses Verhältnis können wir uns wohl kaum durch verschiedene Transpiration verursacht denken, es dürfte für Ribston Pipping und diesen sehr nahe stehenden Biotypen charakteristisch, demnach erblich bedingt sein.

Überblicken wir nun den ganzen Komplex hier besprochener Eigenschaften, so kann festgestellt werden, dass zwischen den Eigenschaften des sortfremden Sektors der Chimäre und den von Ribston Pipping fast

durchweg gute, meistens sehr gute Übereinstimmung besteht. Die Eigenschaften des sortfremden Sektors verhalten sich zu denen des übrigen Teiles der Chimäre wie die von Ribston Pipping zu denen von Cox' Pomona. Dies trifft zu für Grösse, Form, Wachsüberzug, Konsistenz des Fruchtfleisches, Transpiration, Trockensubstanz, Gehalt an Zucker, sowohl Monosen wie Biosen für sich, Rohprotein und Rohfaser. Weniger gut ist die Übereinstimmung hinsichtlich des Aschengehaltes. In bezug auf den Rostanflug scheint schliesslich keine Übereinstimmung zu bestehen, wenn auch hin und wieder Früchte von Ribston Pipping vorkommen, die ziemlich stark mit graubraunem Rost bedeckt sind. Vielleicht handelt es sich hier um eine Rasse von Ribston Pipping die sich nur durch den Rost unterscheidet, analog wie man neben der Canada Reinette auch eine Graue Canada Reinette kennt, die sich von ersterer wahrscheinlich nur durch den Rost unterscheidet.

Gestützt auf Vorstehendem dürften wir wohl mit ziemlicher Berechtigung den Schluss ziehen können, dass *der in der Chimäre von Cox' Pomona zu Tage gekommene sortfremde Sektor einem Ribston Pipping wenigstens sehr nahestehenden Biotypus angehört, demnach einem Biotypus, der jener Sorte, aus der Cox' Pomona seinerzeit aufgezogen worden ist, sehr nahesteht.* Eine sichere Identifikation mit Ribston Pipping selbst kann natürlich an der Hand eines solchen Sektors allein nicht erfolgen.

Von theoretischen Spekulationen will ich hier Abstand nehmen, vor allem weil über die genetischen Verhältnisse unserer Obstsorten nur äusserst wenig bekannt ist.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BREDSTED, H. C. 1893. Haandbog i dansk Pomologi. Bd. 2. Kjöbenhavn.
2. JOHANSSON, E. 1926. Blombiologiska försök vid Alnarp 1923—1925. Meddel. fr. permanenta kommittén för fruktodlingsförsök. Nr. 7.
3. LAMPRECHT, H. 1925. Chemische Zusammensetzung und biologische Eigenschaften von Sorten und Stämmen einiger Gemüsearten. Årsskr. fr. Lantbruks- och Mejeriinst. vid Alnarp.
4. OSTERWALDER, A. 1910. Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landw. Jahrb. 39. S. 917—998.

ZUR VERERBUNG IN DER GATTUNG CAMELINA

EINE ANTWORT

VON *OLOF TEDIN*
SVALÖF

CHRISTIE und WRIEDT (1926) haben versucht die Kritik abzulehnen, die ich in einer früheren Abhandlung (TEDIN 1925, S. 235) ihren Arbeiten über die Schnabellänge der Tauben (CHRISTIE und WRIEDT 1923, S. 235) gewidmet habe. Aus den in F_2 und in Rückkreuzungen erhaltenen Resultaten haben sie den Schluss gezogen, dass die Schnabellänge in ihrem Material in einem Hauptfaktor, und ausserdem in Modifikationsfaktoren, spaltete. Die Resultate in F_2 habe ich dann kritisiert, und der Umstand, dass die extremen Klassen zu wenig vertreten waren, im Vergleich mit dem, was bei monohybrider Spaltung zu erwarten wäre, hat mich veranlasst, die Spaltung als eine mehrfaktorielle auszulegen.

CHRISTIE und WRIEDT teilen jetzt mit: erstens dass eine der extremen Elternklassen in ihrem später untersuchten Material nicht wiederaufgetreten ist, zweitens dass die anderen Klassen in ihren Rückkreuzungen vertreten sind. Dass ich ihr nicht publiziertes Material in meinen Erörterungen nicht mitnehmen konnte, ist ja ziemlich klar. Ferner fehlten in F_2 drei Extremklassen, nicht nur die eine, und so steht die Tatsache noch fest, dass jene Extremklassen in F_2 fehlen, welche zusammen 11 % der Individuen ausmachen sollten. Dass dieselben Klassen im Rückkreuzungsmaterial vertreten sind, kann ja die über F_2 abgegebene Kritik nicht beeinflussen. (Vergleiche auch ferner unten.)

Was CHRISTIE und WRIEDT besonders wichtig finden, ist dass ich nur ihre F_2, nicht die Rückkreuzungen kritisiert habe, während es doch namentlich diese Rückkreuzungen sind, welche den Beweis ihrer Hypothese geben sollten. Nun scheint es mir vollkommen einleuchtend zu sein, dass alles was betreffs der Anzahl der Faktoren über einer F_2-Generation gesagt werden kann, auch für Rückkreuzungsgenerationen giltig ist, und ich habe auch hervorgehoben, dass ähnliche Ver-

hältnisse, wie bei F_2, auch innerhalb der Rückkreuzungsgenerationen herrschen. Um dies zu demonstrieren will ich die von MORGAN (1923, S. 237 ff.) gegebene, und von mir schon zitierte, Methode benutzen. Die Anzahl der Individuen ist ja bei CHRISTIE und WRIEDT klein, insbesondere ist die geringe Anzahl der kurzschnäbeligen Elter zu bedauern. Die MORGAN'sche Methode kann jedoch mit derselben Berechtigung benutzt werden, wie jede andere. Tabelle 1 zeigt die Distribution der Individuen im Material von CHRISTIE und WRIEDT. Reihe 1—3 zeigen die Distribution in den Eltern und in F_1, Reihe 4, 6 und 8 die bei Mono-

TABELLE 1.

	Prozent Individuen mit Schnabellänge in mm.							
	17	18	19	20	21	22	23	24
1. Kurzschnäbeliger Elter	10	70	10	10	—	—	—	—
2. Mittellangschnäbeliger E.	—	—	—	1	5	59	32	3
3. F_1	—	10	11	27	39	13	—	—
4. $F_1 \times$ kurzschn., erwartet	5	40	10	19	20	6	—	—
5. $F_1 \times$ kurzschn., gefunden	2	41	31	24	2	...	—	—
6. $F_1 \times$ mittellangschn., erwartet	--	5	6	14	22	36	16	1
7. $F_1 \times$ mittellangschn., gefunden	—	2	6	9	30	47	6	—
8. F_2, erwartet	2	23	8	16	21	21	8	1
9. F_2, gefunden	—	14	18	25	29	14	—	—
10. Rückkreuzungen kombiniert, gefunden	1	21	19	17	16	23	3	—

hybridismus theoretisch erwartete Distribution in den Rückkreuzungsgenerationen und in F_2, und Reihe 5, 7 und 9 endlich die gefundene Distribution in Rückkreuzungen und F_2. Die gefundenen Kurven stimmen mit den erwarteten gar nicht überein, nicht einmal so viel wie mit dem kleinen Material zu erwarten gewesen wäre. Die markierte Bimodalität der theoretischen Kurven in F_2 und in der Rückkreuzung mit dem kurzschnäbeligen Elter ist in den gefundenen Kurven gar nicht wahrzunehmen. Und die Verteilung der Individuen in den empirischen Kurven: zu viele in den zentralen Klassen, zu wenige in den extremen, ist gerade so wie bei mehrfaktorieller Spaltung zu erwarten war.

Eine andere Sache soll auch hervorgehoben werden. Wenn monofaktorielle Spaltung vorliegt, soll ja die Kombination der beiden möglichen Rückkreuzungen gerade dieselbe Verteilung der Individuen ergeben, wie in F_2. Ist indessen die Spaltung mehrfaktoriell, so müssen

die Rückkreuzungen beträchtlich mehr Individuen in den Extremklassen ergeben, als in F_2. Dass die Klassen 17 und 23, die in F_2 nicht vertreten sind, in den Rückkreuzungen vorkommen, wurde von CHRISTIE und WRIEDT zur Verteidigung ihrer Hypothese benutzt, spricht jedoch im Gegenteil für die Korrektheit meiner Hypothese von mehreren Faktoren. Dass die Kombination der beiden Rückkreuzungen eine Kurve ergibt, welche von der F_2-Kurve sehr verschieden ist, geht übrigens aus einem Vergleich der Reihen 9 und 10 der Tabelle 1 hervor.

Alles scheint mir also dafür zu sprechen, dass wir hier eine mehrfaktorielle Spaltung vor uns haben. Und CHRISTIE und WRIEDT sind ja ebenfalls der Auffassung, dass mehrere Faktoren mit im Spiele sind, indem sie die Existens von Modifikationsfaktoren als wahrscheinlich annehmen. Indem ich auf meine Kritik (a. a. O., S. 280—282) der Frage von der Verteilung der Faktoren auf Haupt- und Nebenfaktoren verweise, kann ich nur neuerdings sagen, dass die letzte Publikation von CHRISTIE und WRIEDT nichts neues geboten hat, was mich davon überzeugen könnte, dass ihr Material zu der Annahme einer Distinktion zwischen einem Hauptfaktor und einer unbestimmten Anzahl von Modifikationsfaktoren berechtigt.

Nun scheint es, als ob in der Wirklichkeit CHRISTIE und WRIEDT betreffs der theoretischen Grundlagen dieser Frage mit mir völlig einverstanden sind. Im letzten Stücke ihrer Antwort sagen sie nämlich: »TEDIN's Gedankefolge führt dazu, dass man soweit möglich alle F_2- und Rückkreuzungsindividuen prüfen soll, um sie mit Sicherheit klassifizieren zu können. Dies ist wohl richtig . . .». Da nunmehr CHRISTIE und WRIEDT mit einer Gedankenfolge übereinstimmen, die übrigens gar nicht neu ist, nur von mir hervorgehoben wurde, wäre ja, scheint es mir, alle Diskussion vollkommen überflüssig gewesen. CHRISTIE und WRIEDT fügen aber hinzu: ». . . aber die Methode ist mit Vertebratmaterial leider ganz undurchführbar». Ich bin leicht davon überzeugt, dass Vertebratmaterial sehr viel grössere Schwierigkeiten darbietet, als selbstbefruchtende Pflanzen. Ich kann aber den Schluss gar nicht beistimmen, den CHRISTIE und WRIEDT aus diesem Umstand zu ziehen scheinen, nämlich dass man bei Vertebratmaterial Schlüsse ziehen darf, die in den erhaltenen Versuchsergebnissen nicht genügend begründet sind. Wenn, infolge von Schwierigkeiten im Material, die Daten mehr oder weniger fragmentarisch sind, müssen meines Erachtens auch die Schlüsse fragmentarisch werden.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CHRISTIE, W. und WRIEDT, CHR. 1923. Die Vererbung von Zeichnungen, Farben und anderen Charakteren bei Tauben. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre 32.
2. — 1926. Zur Vererbung in der Gattung *Camelina* Eine Antwort. Hereditas VII.
3. MORGAN, T. H. (und Mitarbeiter). 1923. The mechanism of Mendelian heredity. Revised edition. New York.
4. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas VI.

EIN BEITRAG ZUR GENETIK DER SPITZKAPPE UND DER RUNDKAPPE BEI RASSETAUBEN

VON *ERIK SÖDERBERG*
STOCKHOLM

(Vorläufige Mitteilung)

IM Sommer 1925 begann ich eine Reihe von Untersuchungen über Vererbung bei Rassetauben. Aus Raummangel und ökonomischen Rücksichten sehe ich mich gezwungen, während einiger Jahre mit einer nur geringen Zahl von Versuchstieren zu arbeiten. Ich hatte jedoch schon in den letzten zwei Jahren gewisse Ergebnisse zu verzeichnen, die ich für wert halte, in einer kürzeren vorläufigen Mitteilung veröffentlicht zu werden. Dem Verwaltungsrat des Längmanschen Kulturfonds (Längmanska Kulturfonden) spreche ich hiermit für eine Geldunterstützung meinen wärmsten Dank aus.

SPITZKAPPE.

Die Felsentaube (*Columba livia*), die Stammutter unserer Haus- und Rassetauben, und die Mehrzahl der Taubenrassen sind glattköpfig. Eine Menge anderer Rassen haben einen Kopfschmuck, der Spitzhaube genannt wird. Die Spitzhaube, auch Spitzkappe genannt, entsteht dadurch, dass ein Teil der Federn des Hinterkopfes und zuoberst am Halse in die Höhe wächst, wodurch ein Federschopf mit feiner Spitze entsteht, der über den Kopf vorragt. Diese Spitzhaube ist noch nie Gegenstand einer genetischen Untersuchung gewesen.

1925 paarte ich ein Weibchen des schwarzgeflügelten *Kupfergimpels* (spitzkappige Rasse) mit einem schwarzen *Braunschweiger Bärtchen* (glattköpfige Rasse) und erhielt aus dieser Paarung, Paar I, 3 glattköpfige F_1-Individuen. Das *Kupfergimpelweibchen* wurde 1926 mit einem gelben *Braunschweiger Bärtchen* gepaart, Paar II, und zog 4 glattköpfige Junge auf. Eine Paarung zwischen einem weiblichen glattköpfigen *Modeneser*, der kleinsten Huhntaubenrasse, und einem *Kupfergimpel*, Paar III, ergab ebenfalls glattköpfige Junge, 3 an der

Zahl. Spitzhaubenrassen mit glattköpfigen Rassen ergaben also 10 glattköpfige Nachkommen. Ein *weibliches F_1-Individuum* aus dem Gelege von Paar I wurde 1926 mit einem *Kupfergimpel*, Paar VI, gepaart und ergab eine Nachkommenschaft von 5 Individuen, nämlich 2 Junge mit Spitzkappen und 3 mit glattem Kopf. Die Spitzkappe ist wahrscheinlich einem einzigen Faktor zuzuschreiben, der dem normalen Allelomorph glatter Kopf gegenüber rezessiv ist.

RUNDKAPPE.

Die Rundkappe (oder Rundhaube) findet sich bei vielen Taubenrassen. Dieser Kopfschmuck wird hervorgerufen durch einen dicht



Fig. 1. *a:* Sächsische Schwalbentaube ♂. *b:* Kopf eines Kupfergimpels. *c:* F_1 Spitzkappe × Rundkappe.

unter dem Nackenteil befindlichen Wirbel, der alle Federn des Hinterkopfes in die Höhe hebt und über den Kopf nach vorn presst, so dass

sie diesem dicht anliegen. Die Haube endet auf jeder Seite in einen Wirbel oder einer Rosette hinter den Ohren. Christie und Wriedt (1923) fanden, dass beim *norwegischen Petent* die Rundkappe von einem Faktor abhängt und dass dieser sich zum Glattkopf rezessiv verhält. Meine Untersuchungen zeigen, dass die Rundkappe des *schwedischen Tümmlers* sich genetisch ebenso verhält wie diejenige des *norwegischen Petents.* Ein Weibchen des *schwedischen Tümmlers*, gepaart mit einem *Braunschweiger Bärtchen*, Paar IV, zeugte 4 glattköpfige Junge. Einer meiner Freunde, der Artilleriehauptmann John Lindnér, erhielt aus einer Paarung *schwedischer Tümmler* × *Englische Elster*, die auch *Magpie* genannt wird, 4 Junge mit glatten Köpfen. In diesem Jahre paarte ich ein *männliches* F_1-Individuum aus dem Gelege des Paares IV mit einem *schwedischen Tümmler*, Paar V, und gezeugt wurden in einem Gelege 1 glattköpfiges Individuum und in einem zweiten Gelege 1 Individuum mit einer Rundkappe. Das zweite Ei jedes der beiden Gelege wurde nicht ausgebrütet. Die Rundkappe des schwedischen Tümmlers und des norwegischen Petents ist also abhängig von einem Faktor, und dieser verhält sich zum Glattkopf rezessiv.

SPITZKAPPE × RUNDKAPPE.

Ein weiblicher *Kupfergimpel* × eine rundkappige *Sächsische vollplattige Schwalbentaube*, Paar VII, zeugten 6 rundkappige Junge (1926). Die Rundkappe scheint also über die Spitzkappe zu dominieren. Bei eingehenderem Studium der Literatur fand ich einen Aufsatz von T. H. Morgan (1911), in dem dieser über das Ergebnis einer Paarung zwischen einer weiblichen *weissen Pfauentaube* (glattköpfige Rasse) und einer *Sächsischen vollplattigen Schwalbentaube* berichtet. Alle 7 Junge waren mit Rundkappen versehen. Die Rundkappe der Schwalbentauben scheint demnach auf einer (oder mehreren) zum Glattkopf und zur Spitzkappe dominant sich verhaltenden Anlage zu beruhen. Bei etlichen Taubenrassen finden wir also einen Kopfschmuck von identischem Aussehen, der Rundkappe genannt wird, der aber bei gewissen Rassen von einem Faktor bedingt wird, welcher sich zu dem allelomorph glatten Kopf, z. B. beim schwedischen Tümmler und beim norwegischen Petent, rezessiv verhält, und der bei den Schwalbentauben durch einen Faktor (oder durch mehreren Faktoren?) bedingt wird, der hinsichtlich des Glattkopfes und auch der Spitzkappe dominant zu sein scheint.

Stockholm, im November 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CHRISTIE, W. und WRIEDT, CHR. 1923 Die Vererbung von Zeichnungen, Farben und anderen Charakteren bei Tauben. — Zeitschr f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. 32.

2. MORGAN, T. H. 1911. Notes on two crosses between different races of pigeons. — Biological Bulletin 21